Das Frequenzunterscheidungsvermögen bei der Großen Hufeisennase

Rhinolophus ferrumequinum

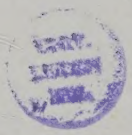
Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
UTE HEILMANN-RUDOLF
aus Aachen

1984



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536512_0027

Das Frequenzunterscheidungsvermögen bei der Großen Hufeisennase

Rhinolophus ferrumequinum

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
UTE HEILMANN-RUDOLF
aus Aachen

1984

Tag der mündlichen Prüfung:	24. Mai 1984
Dekan:	Professor Dr. E. Kulzer
1. Berichterstatter:	Professor Dr. H.-U. Schnitzler
2. Berichterstatter:	Professor Dr. K. Schmidt-Koenig

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S Seite

1. EINLEITUNG 1

2. MATERIAL UND METHODE 13

2.1. Dressuraufbau 13
2.2. Reizpräsentation 16
2.2.1. Ungekoppelte Reizpräsentation 16
2.2.2. Gekoppelte Reizpräsentation 17
2.2.3. Andressur ohne Fading 17
2.2.4. Andressur mit Fading 18
2.2.5. Leistungskurven 19
2.3. Apparatur 21
2.4. Reaktion der Tiere 26
2.5. Auswertparameter 27
2.6. Tiere und Haltung 30

3. ERGEBNISSE 31

3.1. Andressur 31
3.1.1. Verhalten bei der Andressur 31
3.1.2. Anzahl der Entscheidungen 32
3.1.3. Versuche zur Ermittlung der günstigsten Reizpräsentation 33
3.1.4. Reaktionszeit 42

3.2. Kannphase 43
3.2.1. Unterscheidungsleistung bei verschiedenen Grundfrequenzen 43
3.2.2. Reaktionszeit 47
3.2.3. Unterscheidungsleistung bei Reizen mit verschiedenem Schalldruck 50
3.2.4. Frequenzunterscheidungsvermögen 53
3.2.5. Lautaufnahmen 58

4.	DISKUSSION	63
4.1.	Abhängigkeiten des Frequenzunterscheidungsvermögens	63
4.1.1.	Abhängigkeit des FUVs vom Empfindungspegel	63
4.1.2.	Abhängigkeit des FUVs von der Reizdauer	65
4.1.3.	Abhängigkeit des FUVs von der Reizpräsentation	67
4.1.4.	Abhängigkeit des FUVs von der Frequenz	69
4.2.	Vergleich der Frequenzunterschiedsschwelle mit der Ruhehörschwelle	76
4.3.	Vergleich des FUVs mit der Kritischen Bandbreite	79
4.4.	Vergleich des FUVs mit der Frequenzrepräsentation auf der Basilarmembran	81
4.5.	Vergleich des FUVs mit der Bandbreite einzelner Neurone	86
4.6.	Funktionelle Bedeutung des FUVs	90
5.	ZUSAMMENFASSUNG	94
6.	ANHANG Konditionierungsanlage für Fledermäuse	96
7.	LITERATURVERZEICHNIS	100

1. E I N L E I T U N G

Der kleinste noch zu diskriminierende Frequenzunterschied ist ein Maß für die Frequenzselektivität eines Hörsystems. Psychophysisch kann man die Frequenzselektivität unter zwei verschiedenen Bedingungen messen, denen ähnliche Prinzipien der Signalverarbeitung zugrunde liegen:

1. Die Fähigkeit, eine einzelne Frequenzkomponente bei gleichzeitiger Präsentation mehrerer, in der Frequenz unterschiedlicher Frequenzkomponenten zu erkennen, wird als FREQUENZAUFLÖSUNGSVERMÖGEN bezeichnet.

2. Die Fähigkeit, zwei sukzessiv präsentierte Frequenzkomponenten unterschiedlicher Frequenz gerade voneinander unterscheiden zu können, wird als FREQUENZUNTERSCHEIDUNGSVERMÖGEN (FUV; syn. Difference Limen for Frequency - DLF) bezeichnet.

Die umfangreichsten Messungen zum FUV wurden am Menschen durchgeführt (SHOWER und BIDDULPH, 1931; HARRIS, 1952; ROSENBLITH und STEVENS, 1953; HENNING, 1966; NORDMARK, 1968; JESTEADT und BILGER, 1974; JESTEADT und SIMS, 1975; MOORE, 1976; WIER, JESTEADT und GREEN, 1977; FASTL, 1978). Der kleinste noch zu hörende Frequenzunterschied Δf ist von der Grundfrequenz f abhängig,

bei der die Messung durchgeführt wird. Für Grundfrequenzen größer als 500 Hz wächst Δf proportional mit zunehmender Grundfrequenz, während das Verhältnis von Δf zu f konstant bleibt (Weber-Quotient). Dieses relative FUV $\Delta f/f$ beträgt für den Menschen 2% . Bei Grundfrequenzen kleiner als 500 Hz ist Δf konstant und unabhängig von der Grundfrequenz.

Das FUV aller bisher untersuchten Säuger zeigt für höhere Grundfrequenzen ein ähnlich konstantes Verhältnis zur Grundfrequenz (Zusammenfassung in FAY, 1974; NELSON und KIESTER, 1978; THOMPSON und HERMAN, 1975; vgl. Abb.20).

Die Ähnlichkeit dieser Kurvenverläufe läßt auf ähnliche Verarbeitungsmechanismen bei der Frequenzanalyse schließen. Ort der Frequenzanalyse ist das Innenohr:

Die mechanischen Eigenschaften der Basilarmembran führen bei einem Schallereignis zur Entstehung einer Wanderwelle, die in Abhängigkeit von der Frequenz ein Schwingungsmaximum an unterschiedlichen Stellen auf der Basilarmembran ausbildet. Hohe Frequenzen werden basal, tiefe Frequenzen apikal abgebildet. An den Schwingungsmaxima werden die Rezeptoren maximal erregt.

Die Frequenzabbildung auf der Basilarmembran ist abhängig von ihrem Aufbau und den mechanischen Eigenschaften. Ändert sich die Steifigkeit der

Basilarmembran exponentiell, resultiert daraus eine logarithmische Frequenzverteilung. Diese konnte für den Menschen und das Meerschweinchen (v.BEKESY, 1960) und die Katze (SCHUKNECHT, 1960; LIBERMAN, 1982) nachgewiesen werden.

Untersuchungen an anderen Säugern (BRUNS, 1976a; BALLAST, BRUNS und ELTER, 1983; BRUNS, HOFER und WELTZIEN, 1983; FIEDLER, 1983; KRAUS, 1983) zeigten Abweichungen im Aufbau der Basilarmembran. Dies legt die Schlußfolgerung nahe, daß die logarithmische Frequenzabbildung nicht - wie bisher angenommen - für alle Säuger typisch ist. Der teilweise angenommene Zusammenhang zwischen logarithmischer Frequenzabbildung und den Kurvenverläufen für das FUV ist damit in Frage gestellt.

Untersuchungen der neuronalen Übertragung, die auf die mechanische Verarbeitung folgt, haben ergeben, daß die Frequenzselektivität bereits auf Ebene der Rezeptoren im Cortischen Organ vorhanden ist (RUSSEL und SELLICK, 1977, 1978). Daher werden als Ursache für die Frequenzselektivität mechanische Prozesse angenommen.

Die Schwierigkeit, einen Zusammenhang zwischen Strukturen und Funktion des Innenohres zu finden, liegt in der weitgehend fehlenden quantitativen Analyse der an der Frequenzselektivität möglicherweise beteiligten Strukturen.

Die Strukturen des Innenohrs der Großen Hufeisennase, Rhinolophus ferrumequinum sind recht genau bekannt (BRUNS, 1976a; BRUNS und SCHMIESZEK, 1980). Außerdem wurde die Frequenzabbildung auf der Basilarmembran bestimmt (BRUNS, 1976b). Die Große Hufeisennase ist ein extremes Beispiel für eine nicht logarithmische Frequenzabbildung. Deshalb besteht bei dieser Säugerart die Möglichkeit, Aussagen über die Zusammenhänge zwischen Struktur und Funktion zu machen.

Die Hufeisennase, die zur Unterordnung der Microchiroptera gehört, besitzt ein hochentwickeltes Echoortungssystem. Dieses aktive akustische Orientierungssystem benutzt selbsterzeugte Signale als Informationsträger. Das Hörsystem der Hufeisennase ist hochspezialisiert und hat sich an die Frequenzfeinanalyse der von Ortungszielen zurückkehrenden Echos angepaßt.

Die Rhinolophiden gehören zusammen mit den Hipposideriden aufgrund ihrer Signalstruktur zu den sogenannten cf-fm Fledermäusen. Die Ortungslaute der Großen Hufeisennase bestehen aus einem langen, konstantfrequenten (cf) Lautanteil, an den sich ein kurzer, in der Frequenz abwärts modulierter (fm) Schlußteil anschließt.

Die Dauer des cf-Lautanteil beträgt bei einem im Hängen sendenden Tier ca. 50 ms, sie kann in Abhängigkeit von der Verhaltenssituation aber erheblich verändert werden

(SCHNITZLER, 1968). Die Frequenz des cf-Lautanteils ist artspezifisch und liegt bei ca. 83 kHz. Sie wird als Ruhefrequenz (f_R) bezeichnet. Der fm-Schlußteil des Lautes hat eine Dauer von 2 - 3 ms und überstreicht einen Frequenzbereich von ca. 15 kHz (SCHNITZLER, 1968, 1978). Die komplizierter strukturierten Kommunikationslaute liegen im Frequenzbereich zwischen 20 und 32 kHz (LONG und SCHNITZLER, 1975).

Durch die Frequenzanalyse der Echos können die Hufeisennasen vielfältige Informationen gewinnen: Die Echos von im Flug ausgesandten Ortungslauten werden durch Dopplereffekte in der Frequenz verschoben. Diese Frequenzverschiebungen kodieren die Relativgeschwindigkeit zwischen Fledermaus und Beute bzw. Umwelt (SCHNITZLER, 1968, 1978).

Die Flügelbewegungen von Beuteinsekten verursachen Modulationen im Echo im Rhythmus der Flügelschläge. Starke Amplitudenmodulationen ergeben sich vor allem bei jedem senkrechten Auftreffen des Ortungssignals auf die Flügel. Im Echo treten diese als akustische "glints" bezeichneten Echoamplitudengipfel meist nur einmal während eines Insektenflügelschlages auf. Der Abstand zwischen zwei "glints" entspricht damit der Flügelschlagperiode.

Außerdem werden aufgrund von Dopplereffekten durch die Eigenbewegung der reflektierenden Flügelpartien ebenso im Rhythmus der Flügelschläge Frequenzmodulationen hervorgerufen (KOBER, 1982; SCHNITZLER, MENNE, KOBER und HEBLICH, 1983). Diese rhythmischen spektralen Veränderungen der Echos enthalten Informationen über die Insektenart und ihre Lage im Schallkegel.

Nach theoretischen Überlegungen ist ein langer cf-Laut ein ideales Signal für die Bestimmung von Frequenzverschiebungen, da dem Hörsystem genügend Zeit gegeben wird, um solche Veränderungen zu bestimmen. Bei Hufeisennasen ergeben sich Frequenzveränderungen im cf-Teil:

- durch langandauernde VERSCHIEBUNG der Frequenz der Reintonkomponente (Dopplereffekte durch Abstandsänderung zwischen Objekt und Fledermaus),

- durch schnell sich ändernde MODULATIONEN der Frequenz der Reintonkomponente (Dopplereffekte durch Bewegung der Insektenflügel).

Die Große Hufeisennase erhält somit wesentliche Informationen zur Orientierung und zum Beutefang von in der Frequenz variierten Signalen. Ihr Hörsystem ist mit speziellen Verarbeitungsmechanismen an die Frequenzfeinanalyse der Echos bei ca. 83 kHz angepaßt (Zusammenfassung bei SCHNITZLER und HENSON, 1980; NEUWEILER, 1980; SCHNITZLER und OSTWALD, 1983).

Das Innenohr als Ort der Frequenzanalyse ist hoch spezialisiert. BRUNS (1976b) kartierte die Frequenzverteilung von 20-90kHz auf der 16.1 mm langen Basilarmembran von Rhinolophus ferrumequinum mit der Schwellkernmethode. Nach langer Beschallung des Ohres mit hohen Schalldruckpegeln einer konstanten Frequenz schwellen die Kerne der äußeren Haarsinneszellen an. Sie kennzeichnen im mikroskopischen Bild den Ort, an dem die äußeren Haarsinneszellen durch diese Frequenz erregt wurden.

Im apikalen Teil werden die Frequenzen von 20-80kHz auf einer Strecke von 12 mm in annähernd logarithmischer Anordnung abgebildet.

Im basalen Teil jedoch weicht die Abbildung der Frequenzen von 80-86kHz weit vom logarithmischen Schema der bisher untersuchten Säuger, die an hohe Frequenzen angepaßt sind, ab. Für das Frequenzband von 80-86 kHz stehen 4.1 mm zur Verfügung, d.h. für knapp 10% des Gesamthörbereichs 25% der Gesamtlänge der Basilarmembran.

Innerhalb dieses gespreizten Frequenzbandes findet eine weitere Dehnung statt: Der Frequenzbereich von ca. 83-84 kHz (f_R bis f_R +1000Hz) ist gegenüber dem Frequenzbereich unter 70 kHz 40fach gedehnt. Innerhalb

dieses gedehnten Bereiches findet eine nochmalige Streckung zwischen ca. 83 kHz (f_R) und ca. 200 Hz darüber statt (SCHNITZLER, BRUNS und LONG, in prep.).

Ursache dieser speziellen Frequenzrepräsentation ist die außergewöhnliche Morphologie im basalen Teil der Cochlea (Zusammenfassung in BRUNS, 1979). Über eine Strecke von 4 mm von der Basis ist die Basilarmembran stark verdickt und fällt danach abrupt auf etwa das 3,5fache ab. Die Änderung der Dicke der Basilarmembran wirkt sich auf den Steifheitsgradienten und damit auf ein verändertes Schwingungsverhalten der Basilarmembran aus.

Rhinolophus ferrumequinum besitzt also eine extrem spezialisierte Cochlea mit besonderen - mechanischen - Filtereigenschaften im Frequenzbereich der Echos.

Das Innervationsmuster im spezialisierten Teil der Cochlea verläuft regelmäßig und entspricht dem anderer Säuger. Durch die große Frequenzstreckung allerdings stehen für das schmale Frequenzband von 80-86 kHz 25% aller Rezeptoren und 21% aller Neurone des Spiralganglions zur Verfügung (BRUNS und SCHMIESZEK, 1980).

Die schon auf Rezeptorenebene angelegte Überrepräsentation der Frequenzen zwischen 80 - 86 kHz wird in tonotoper Anordnung bis zum Cortex aufrechterhalten (OSTWALD 1978, 1980; SCHULLER und POLLAK, 1979).

Durch die Überrepräsentation der Rezeptoren in diesem schmalen Frequenzbereich werden bei der Projektion auf die nachgeschalteten Hörneurone steile Tuningkurven bedingt. Damit ist die Frequenzselektivität in diesem schmalen Frequenzbereich weit besser als für die übrigen Frequenzen (SUGA, NEUWEILER und MÖLLER, 1976).

Ein Maß für die Trennschärfe einer Tuning-Kurve ist der Q-10dB-Wert. Dieser Wert drückt das Verhältnis der Bestfrequenz des Neurons zur Bandbreite, gemessen 10 dB über der Minimalschwelle aus. Auf der gesamten aufsteigenden Hörbahn von Rhinolophus ferrumequinum wurden Neurone mit extrem hohen Q-10dB-Werten bis zu 500 mit niedrigen Schwellen bei Bestfrequenzen um 83 kHz gefunden (SUGA, NEUWEILER und MÖLLER, 1976; MÖLLER, NEUWEILER und ZÖLLER, 1978; OSTWALD, 1980). Die Q-10dB-Werte anderer Säuger erreichen "nur" 4-10 (KIANG, SACHS und PEAKE, 1967; EVANS, 1975). Die schon auf peripherem Niveau scharf abgestimmten Hörneurone bestätigen, daß die gute Frequenztrennschärfe schon auf Ebene der Cochlea vorhanden ist.

Der Frequenzbereich bei 83 kHz, in dem eine hochpräzise Frequenzanalyse stattfinden kann, ist sehr schmal. Im Flug wird die Große Hufeisennase vor das Problem gestellt, daß die Echofrequenzen durch Dopplereffekte gegenüber der

Aussendefrequenz erhöht werden, und bei entsprechend schnellem Flug würden die Echos aus dem Bereich höchster Sensitivität herausfallen.

Dem entgegnet Rhinolophus mit Hilfe eines Rückkopplungssystems durch Absenken der Aussendefrequenz um den Betrag der Dopplereffekte. Die Echos werden so auf eine Referenzfrequenz (f_{Ref}), die ca. 200 Hz über der Ruhefrequenz liegt, eingeregelt (SCHNITZLER, 1967, 1968). Diesen Vorgang bezeichnet man als Dopplereffektkompensation.

Im Labor wurde die Genauigkeit des Regelsystems bei der Dopplereffektkompensation getestet. SCHULLER, BEUTER und RÜBSAMEN (1974) zeigten, daß Rhinolophus ferrumequinum nur auf positive Dopplerverschiebungen bis + 6 kHz reagiert - eine Negativverschiebung entsteht nur bei einem sich von der Fledermaus entfernenden Objekt und ist für die Fledermaus wahrscheinlich uninteressant. Sie kann die Echofrequenz innerhalb eines Frequenzbandes von 2oo Hz über der Ruhefrequenz auf 50 Hz genau auf ihre Referenzfrequenz einregeln (SCHNITZLER, 1973). SIMMONS (1974) bestätigte im Labor eine Kompensationsgenauigkeit von 40 Hz.

Um Aussagen über die Leistungsfähigkeit des Hörsystems von Rhinolophus ferrumequinum bei der Erkennung von Frequenzunterschieden machen zu können, wurde in dieser Arbeit das Frequenzunterscheidungsvermögen (FUV) für den gesamten Hörbereich gemessen.

Das Erkennen einer Frequenzverschiebung von 50 Hz bei der Dopplereffektkompensation setzt ein hohes Maß an FUV voraus. Bei einer Sendefrequenz von 83 kHz entsprächen die Werte einem FUV von 0.5% .

Ähnlich gute Werte zeigten sich bei einem Diskriminierungsexperiment. SCHNITZLER und FLIEGER (1983) wiesen nach, daß Rhinolophus im Labor ein oszillierendes von einem nicht oszillierenden Ziel aufgrund der Detektion von Frequenzmodulationen im Echo unterscheiden kann. Bei einer Frequenzoszillation von 40 Hz waren die Tiere in der Lage, noch Modulationstiefen von 60 Hz zu unterscheiden.

Sollte das FUV im scharf abgestimmten Bereich der Ortungslaute besonders gut sein, ließen sich evtl. Korrelationen mit den anatomischen Daten der hochspezialisierten Cochlea aufstellen.

Um Aussagen über die Leistungen des gesamten Hörsystems machen zu können, wurde das FUV mit einer psychophysischen Dressurmethode gemessen.

2. M A T E R I A L U N D M E T H O D E

Die Fledermaus sollte dem Experimentator in einer Diskriminierungsaufgabe durch ihr Verhalten zeigen, wann sie Reize mit zwei verschiedenen Frequenzen von Reizen gleicher Frequenz unterscheiden kann. Dazu wurde eine in der Tierpsychologie entwickelte Wahldressur (vgl. STEBBINS, 1970; BLOUGH und BLOUGH, 1977) nach dem Prinzip der 2-alternative-forced-choice (2AFC) eingesetzt. Diese Dressurmethode wurde schon häufig bei Diskriminierungsaufgaben echoortender Tiere angewandt (AIRAPETIANTS und KONSTANTINOV, 1974; SIMMONS, 1973, 1979; SCHUSTERMANN, 1980; SCHNITZLER und FLIEGER, 1983).

Vorausgesetzt wurde, daß die Fledermaus die vom Experimentator gewünschte Reizdimension (SEGAL und HARRISON, 1978) für die Entscheidung heranzog. Ziel war die Erstellung einer Psychometrischen Funktion für die Schwellenwerte des Frequenzunterscheidungsvermögens (FUV).

2.1. DRESSURAUFBAU

Die Versuche wurden in einer mit Schaumstoff ausgekleideten echoarmen Kammer durchgeführt. Zwei Lautsprecher standen in 30 cm Verlängerung einer gewinkelten Hangelstange,

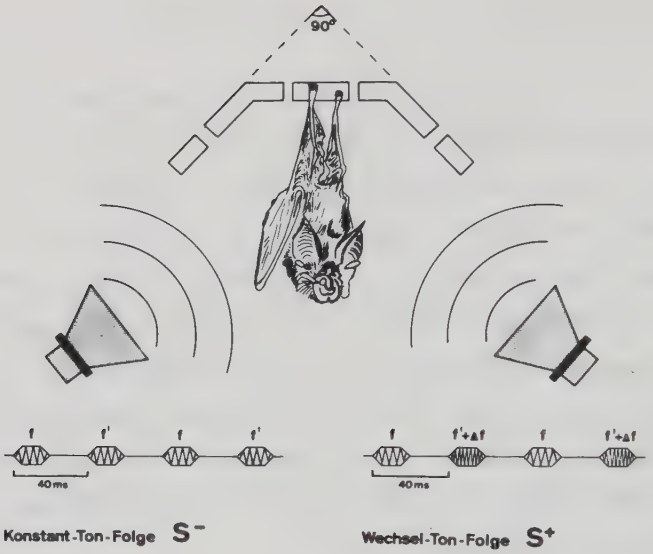


Abb.1 Versuchsaufbau der Wahldressur.

deren Schenkel im Winkel von 90° zueinander standen. Um Störechos zu vermeiden, wurde der gesamte Geräteaufbau mit Schaumstoff verkleidet. In der Stangenmitte betätigte die Fledermaus durch ihr Gewicht einen Mikroschalter, der die Reizapparatur in Gang setzte. Der eine Lautsprecher sendete eine Folge von Tönen gleicher Frequenz (Konstant-Ton-Folge S-), der andere Lautsprecher in regelmäßigem Wechsel dazu eine Folge von Tönen zweier alternierender Frequenzen (Wechsel-Ton-Folge S+ ; Abb. 1 und 2).

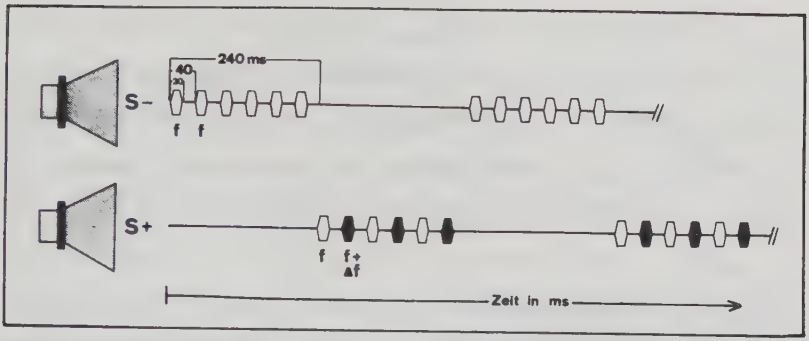


Abb.2 Zeitliche Abfolge der Reize S+ und S- .

Beide Lautsprecher waren auf den Kopf der hängenden Fledermaus ausgerichtet. Die Fledermäuse sollten lernen, die Darbietung des positiven Reizes (Wechsel-Ton-Folge) mit dem Hangeln zum Stangenende in Richtung des entsprechenden Lautsprechers zu verbinden. Diese Anordnung wurde gewählt, da ein Reiz um so schneller eine Verhaltensänderung bewirkt, je besser die räumliche Beziehung zwischen der Reizquelle und der Bewegung, mit der das Tier des Reiz beantwortet, ist (SELIGMAN, 1970). Der Experimentator saß hinter der Dressurstange und belohnte bei jeder richtigen Wahl mit einem Mehlwurm.

2.2. REIZPRÄSENTATION

Die Wechsel-Ton-Folge (S+) bestand aus sechs Tönen, deren Frequenz zwischen der Grundfrequenz (f) und einer um Δf höheren Frequenz ($f+\Delta f$) alternierte. Die Konstant-Ton-Folge (S-) bestand aus sechs Tönen gleicher Grundfrequenz (f) (Abb.2). Die Intensität betrug 80 dB SPL re $2 \cdot 10^{-5}$ N/m^2.

Die Tonfolgen setzten rechts oder links beliebig ein, damit die Fledermaus nicht auf den zuerst einsetzenden Lautsprecher dressiert wurde. Den Seitenwechsel zwischen S+ und S- entschied ein Mikroprozessor stochastisch nach jeder Richtigwahl.

2.2.1. Ungekoppelte Reizpräsentation

Die Reize wurden der Fledermaus ungekoppelt, d.h. unabhängig von der eigenen Lautaussendung angeboten. Bei einer Reizlänge und einem Reizinterval von je 20 ms (resp. 10 ms) ergaben sich für eine Folge von sechs Tönen 240 ms (resp. 120 ms). Die Wiederholrate (Anzahl der Reize pro Zeiteinheit) betrug 25 Hz (resp. 50 Hz).

2.2.2. Gekoppelte Reizpräsentation

In einigen Versuchsansätzen wurde das aktive Ortungsverhalten der Fledermaus mit einbezogen. Wenn die Fledermaus einen Laut aussandte, erhielt sie, getriggert durch den Lautanfang, einen Reiz von 20 ms zurück. Waren die eigenen Laute kürzer als 20 ms, und fiel ein zweiter Fledermauslaut in den Zeitraum, in dem der Reiz präsentiert wurde, ließ sich aus technischen Gründen nicht verhindern, daß die Fledermaus auf zwei eigene Laute nur einen Reiz erhielt (vgl. Abb. 6 "↑").

Die unterschiedlichen Δf-Größen und Experimente mit abweichenden Reizparametern werden im Ergebnisteil gesondert erläutert.

2.2.3. Andressur ohne Fading

Bei der Andressur ohne Fading wurden beide Reiztonfolgen mit gleicher Intensität präsentiert (ungekoppelt oder gekoppelt). Den Reizbeginn bestimmte die Fledermaus selbst, wenn sie ruhig in der Stangenmitte hing.

Zu Beginn der Dressur wurde der Mehlwurm von dem Lautsprecher ausgehend, der S+ sendete, an das Stangenende herangeführt. Die Fledermaus ortete den Mehlwurm und lief

auf die Belohnung zu. Mit ihrer Ankunft am Stangenende wurde der Reiz nach einer variabel einstellbaren Nachlaufzeit beendet.

Hatten die Tiere gelernt, sowohl nach Reizbeginn zur Seite, als auch nach Reizende zur Mitte zu laufen, so wurde der Mehlwurm nicht mehr gleichzeitig mit Reizbeginn angeboten, sondern erst nach Ankunft der Fledermaus am richtigen Stangenende. Um die für den Lernerfolg wichtige gleichzeitige Darbietung von Reiz und Belohnung zu gewährleisten, setzte der Reiz erst 3 s nach Ankunft der Fledermaus am Stangenende aus.

2.2.4. Andressur mit Fading

Um die Phase der Andressur bei ungekoppelter Reizpräsentation zu verkürzen und die Anzahl falscher Antworten zu verringern, wurde in einem zweiten Dressuransatz eine Fading-Methode eingesetzt (FIELDS, 1981). Es wurde mit einer leichteren Diskriminierungsaufgabe begonnen, bei der nur S+ angeboten wurde. Die Fledermaus lernte Signal von Nicht-Signal zu unterscheiden.

Hatten die Tiere gelernt, S+ mit der Belohnung in Verbindung zu bringen, wurde S- gegenüber S+ mit 50 dB Abschwächung eingespielt. Eine weitere Erhöhung der

Reizintensität von S- um 10 dB erfolgte jedesmal, wenn die Rate der Richtigwahlen für S+ mindestens 80% betrug. Der Übergang zur Kannphase und damit zur Diskriminierung unterschiedlicher Frequenzen erfolgte durch Transferlernen: Das Unterscheidungskriterium Intensität wurde schrittweise abgebaut und somit blieb als einzige entscheidende Reizdimension der Frequenzunterschied.

Die Präsentation des Mehlwurms und der zeitliche Nachlauf des Reizes nach Ankunft der Fledermaus am Stangenende erfolgten nach dem gleichen Schema wie in der Andressurphase ohne Fading.

2.2.5. Leistungskurven

Das FUV wurde für die Grundfrequenzen (f) 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80 und 86 kHz gemessen. Eine Detailmessung erfolgte im Frequenzbereich der Ortungslaute zwischen 80 und 86 kHz im Abstand von 200 Hz. Der Frequenzabstand Δf wurde bei den unterschiedlichen Grundfrequenzen aufgrund verschiedener Schwellenwerte zwischen 1000 und 20 Hz variiert.

Präsentiert wurde in einer Sitzung (20-40 Entscheidungen) jeweils ein positiver Reiz mit konstantem Δf, und das Verhältnis der Richtig/Falsch- Wahlen ermittelt (Method of Constant Stimuli). Beginnend mit großen Δf-Werten wurde der Bereich ermittelt, in dem die Häufigkeit richtiger Entscheidungen zwischen 100% und 50% (Zufallsrate) lag. Die Schwelle wurde an dem Punkt definiert, an dem der Frequenzunterschied nur noch in 75% der Fälle erkannt wurde.

Da Schwellen sich aufgrund einer Vielzahl von Bedingungen ändern können, wurde Wert auf wiederholte Messung bei unterschiedlichen Tieren gelegt. Zusätzlich wurden vorgabenvermindernde up-Messungen (von kleinerem Δf zu größerem) und down-Messungen (von größerem zu kleinerem Δf) vergleichend durchgeführt. Allerdings wurden möglichst wenige Messungen im unterschwelligen Bereich durchgeführt, um die Dressurleistung nicht durch zu oft ausbleibende Verstärkung zu stören.

In allen Versuchsserien wurden der Fledermaus die Reize ungekoppelt, d.h. unabhängig von der eigenen Lautaussendung angeboten.

Bei der Detailmessung im Frequenzbereich der Ortungslaute wurde in einem zusätzlichen Versuchsansatz die Reizpräsentation mit der Vokalisation gekoppelt.

Um auszuschließen, daß die Fledermaus eine Frequenzunterscheidung aufgrund von Schalldruckpegelunterscheidung macht, wurden in einer Testserie die Tonreize mit unterschiedlichem Schalldruckpegel angeboten (genaue Parameter s. Ergebnisteil).

2.3. APPARATUR

Als Reize wurden kurze Sinustöne verwendet. Der von einem Funktionsgenerator (Wavetek 136) erzeugte Dauersinus wurde von einem Trapezgenerator (Hewlett Packard 8010A) zu Signalen von 20 ms (resp. 10 ms) Lautlänge mit je 2 ms An- und Abstiegszeit geformt (VCA-Eingang Funktionsgenerator). Der Trapezgenerator erzeugte die Pulse mit einer Wiederholrate von 25 Hz (resp. 50 Hz) (Abb.3). Die Grundfrequenz f wurde mit Hilfe eines Frequenzzählers (Playtronic) kontrolliert. Über einen Mikroprozessor (Aim 6502, Ausbau u. Programmierung D. MENNE) wurden gesteuert:

a) die Wiederholrate der Töne in der Konstant-Ton-Folge (f und f') und der Wechsel-Ton-Folge (f und f'+Δf),

b) die Intensität der Einzelsignale f, f' und f'+ Δf über einen Abschwächer am VCA-Eingang des Funktionsgenerators unabhängig voneinander,

c) der Frequenzabstand Δf zwischen den positiven Reizen f und $f'+\Delta f$ über einen Abschwächer am VCG-Eingang des Funktionsgenerators,

d) die wechselseitige Übertragung von S+ und S- auf die Lautsprecher über ein Relais, das von einem Zufallsgenerator (μP) gesteuert wurde,

e) die Auslösung der Reize bei gekoppelter Reizpräsentation über einen externen Trigger (s.u.).

Die Reizsignale wurden bandpaßgefiltert und über einen Verstärker (Exact Model 170) und eine Vorspannungsquelle (Eigenbau) auf Kondensatorlautsprecher (Eigenbau: nach MACHMERTH, THEISS und SCHNITZLER, 1975) gegeben.

Zur Triggerung der Reize bei vokalisationsgekoppelter Reizpräsentation wurde ein Kondensatormikrofon 1/4' (Brüel & Kjaer Typ 4135) in direkter Vorausrichtung ca. 25 cm entfernt von der Fledermaus zwischen die Lautsprecher gestellt. Die Signale wurden über einen Meßverstärker (Brüel & Kjaer Typ 2608) verstärkt und bandpaßgefiltert auf einen Oszillographen geschaltet, dessen Triggerschwelle den Beginn des Fledermauslautes bestimmte. Über einen externen Trigger am Mikroprozessor wurde der Reizbeginn bestimmt.

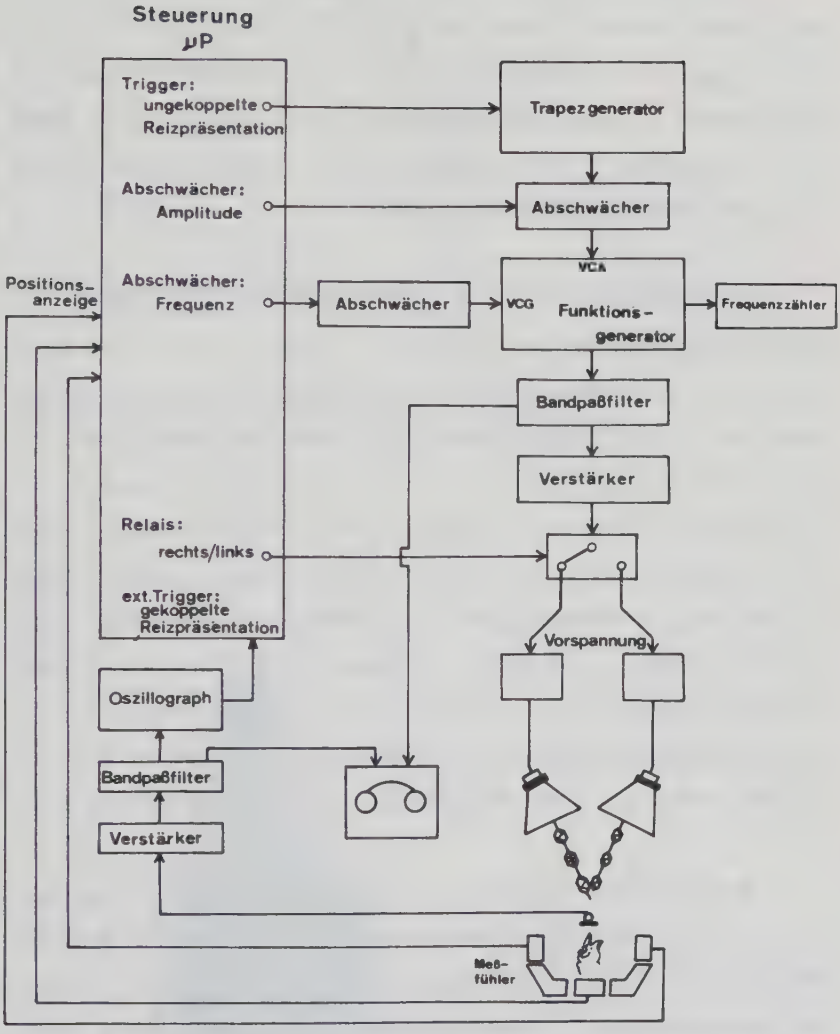


Abb.3 Schema des Versuchsaufbaus.

Für eine Analyse der Fledermauslaute wurden die bandpaßgefilterten Laute mit einem Tonband (Racal Store 2D) mit einer Geschwindigkeit von 30 inch/s (76,2 cm/s) aufgenommen. Gleichzeitig konnten auf einen zweiten Kanal des Tonbandes die Reize direkt vom Ausgang des Bandpaßfilters aufgenommen werden.

Der Frequenzgang der Kondensatorlautsprecher wurde mit einem Spektrumanalyzer (Hewlett Packard 141 T) und einem Mikrofon 1/4' (Brüel & Kjaer Typ 4135 mit Vorverstärker) gemessen. Bei Lautsprecher LS 1 ergab sich bis 20 kHz ein gleichförmiger Anstieg auf 80 dB. Von 20-90 kHz zeigte der Lautsprecher einen glatten Frequenzgang mit einer Schwankungsbreite von ± 1 dB (Abb.4 A). LS 2 hatte einen gleichförmigen Anstieg bis 25 kHz und zeigte zwischen 25 und 90 kHz einen glatten Frequenzgang mit einer Schwankungsbreite von ± 2 dB (Abb. 4 B). Im für die Fledermaus entscheidenden Frequenzbereich zwischen 70 und 90 kHz betrug die Schwankungsbreite der Intensität nur 1 dB.

Periodisch modulierte Signale erzeugen Seitenbänder, die als Seitenlinien beidseitig der Frequenz im Spektrum erscheinen. Das Summenspektrum der Reize einer Wechsel-Ton-Folge (Grundfrequenz f_R; Wiederholrate 25 Hz; Δf 40 Hz) zeigt deutlich zwei Gipfel im Abstand Δf (Abb.5; aus technischen Gründen wurde nur über vier Spektren gemittelt).

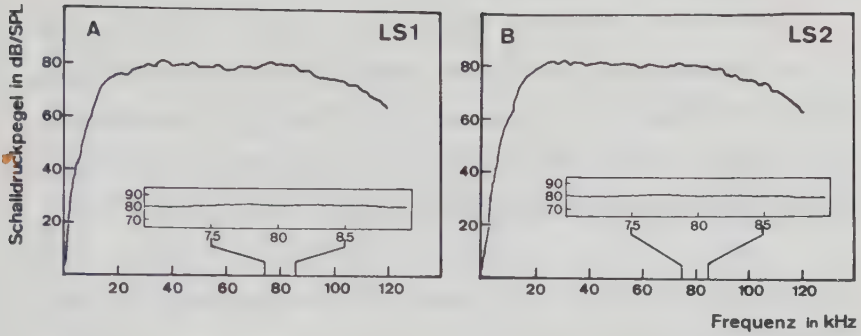


Abb.4 Frequenzgang der Kondensatorlautsprecher LS1 (A) und LS2 (B).

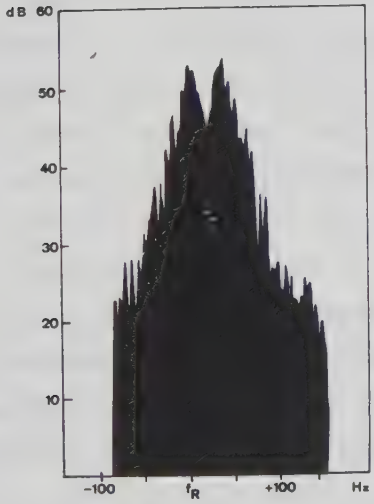


Abb.5

Summenspektrum einer Wechsel-Ton-Folge (über 4 Spektren gemittelt).
Grundfrequenz f_R
Δf 40 Hz
Wiederholrate 25 Hz.

2.4. REAKTION DER TIERE

Die Fledermaus sollte den positiven Reiz mit Hangeln über die definierte Strecke von Stangenmitte bis Stangenende beantworten. Anflüge auf den Mehlwurm wurden nicht belohnt und konnten schnell abdressiert werden.

Bei Richtigwahl erfolgte Dauerbelohnung. Eine indirekte negative Verstärkung bei Falschwahl war zusätzlich durch Zeitverlust und motorischen Aufwand beim Hangeln zum entgegengesetzen Stangenende gegeben.

Es wurde auch versucht, neben der Belohnung eine Bestrafung einzuführen. Da Fledermäuse Zugluft scheuen, wurde ihnen mit einem Peleusball Luft ins Gesicht geblasen. Die Bestrafungsdressur führte zu erheblichen Störungen in der Antwortbereitschaft der Tiere, machte sie scheu und reizte sie zum Wegfliegen. Deshalb wurde sie nicht weiter verfolgt.

Zwei Tiere entwickelten eine Präferenz für eine Seite, ein häufiges Problem bei Wahldressuren. Deshalb wurde allen Tieren die Möglichkeit zu einem Korrekturdurchgang gegeben: S+ wurde so oft auf der gleichen Seite präsentiert, bis Richtigwahl erfolgte.

Um zu testen, ob trainierte Tiere überhaupt die Reize beachteten, wurden Blindtests gemacht, bei denen die Reiztonfolgen nicht einsetzten, wenn die Fledermaus in Stangenmitte den Mikroschalter betätigte. In solchen Fällen blieben die Tiere hängen, bis der Reiz ertönte. Setzte der Reiz während des Hangelns plötzlich aus, liefen die Tiere nach kurzen Ortungsbewegungen des Kopfes zurück zur Startposition.

2.5. AUSWERTPARAMETER

Für jede Sitzung (ca. 20-40 Entscheidungen) wurde neben allgemeinen Verhaltensbeobachtungen das Verhältnis der Richtig- und Falschwahlen ermittelt. Hieraus wurden in der Phase der Andressur Lernkurven erstellt.

In der Kannphase hingegen (teilweise bis zu 100 Entscheidungen) war das Ziel die Aufnahme einer Psychometrischen Funktion. In einer solchen Funktion wird der Prozentsatz der richtigen Wahlen für verschiedene Δf angegeben. Der Frequenzunterschied, bei dem in 75% der Gesamtwahlen einer Sitzung eine richtige Entscheidung getroffen wurde, wurde als Schwelle definiert. Die Anzahl der Richtig/Falschwahlen wurde vom Mikroprozessor registriert.

Bei einigen Messungen wurde mit Hilfe des Mikroprozessors die Reaktionszeit der Fledermaus von Reizbeginn (Mikroschalter Stangenmitte) bis Reizende (Mikroschalter Stangenende) gemessen. Die Reaktionszeit konnte hier als eine Form des "Rating" angesehen werden, das ein Maß für die Unsicherheit der Entscheidung darstellt (CARTERETTE, FRIEDMAN und COSMIDES, 1965). Eine häufig auftretende Verlängerung der Reaktionszeit an der Schwelle bestätigte den 75%-Schwellenwert.

Während der Versuchserien wurde mehrmals die Ruhefrequenz für jedes Tier bestimmt, um die Meßwerte darauf beziehen zu können. Hierzu wurden die Laute eines in Ruhe hängenden Tieres mit einem konstanten Sinussignal (Wavetek Model 136) gemischt und die Mischfrequenz unter optischer Kontrolle mit dem Oszillographen auf ein Minimum abgeglichen. Damit konnte die Ruhefrequenz mit einer Genauigkeit von ± 50 Hz bestimmt werden. Da die Ruhefrequenz um ca. 70 Hz im Wochenabstand schwankte, wurde individuell der Mittelwert aus allen Messungen errechnet.

Gleichzeitige Tonbandaufnahmen der Fledermauslaute und Reize sollten eine eventuelle Beziehung zwischen Reizpräsentation und Lautfolgen der Fledermauslaute erkennen lassen.

Hierzu wurden die vom Tonband aufgezeichneten Laute 32fach verlangsamt von einem Echtzeitspektrogramm-Analysator (Ubiquitous Modell UA-500A) analysiert. Von einer Oszillographenkamera (Recordine) konnten die Schalldruck- und Frequenzverläufe der Laute auf Filmstreifen übertragen werden. Mit einem Computerprogramm (MENNE und HACKBARTH) konnten Lautlängen und duty cycle (Gesamtlautlängen/Zeiteinheit) der Lautfolgen bestimmt werden.

Außerdem konnte eine Frequenzanalyse der Fledermauslaute durchgeführt werden, um eventuelles Kompensationsverhalten der Tiere erkennen zu können. Dazu wurde der aufgezeichnete Fledermauslaut mit einer konstanten Sinusfrequenz gemischt. Die cf-Anteile der Differenzfrequenz konnten nach einer Frequenzanalyse (Gerät Eigenbau SCHULLER, BEUTER und SCHNITZLER, 1974) auf einem Philipps-Schreiber (Oscilloscript PR 9034) dargestellt werden.

Bei allgemeinen Verhaltensbeobachtungen wurden Lernstrategien und stereotype Verhaltensweisen festgehalten. Die umfangreichen Verhaltensbeobachtungen ermöglichten den Bau einer Skinnerbox für Fledermäuse.

2.6. TIERE UND HALTUNG

Die Andressur wurde mit zehn Fledermäusen der Art Rhinolophus ferrumequinum begonnen; vier dieser Tiere lebten zu Beginn der Andressur schon längere Zeit im Labor während die übrigen sechs in Winterquartieren an der französischen Atlantikküste gefangen wurden. Von den Wildtieren erlernten schließlich vier, von den Labortieren zwei die Dressur.

Während der gesamten Zeit der Versuche wurden die Fledermäuse in einem relativ kleinen Käfig gehalten. Hier gewöhnten sie sich schnell an das tägliche Handling. Erfahrungen hatten gezeigt, daß eine Haltung in der Voliere die Tiere flugfreudig und durch das tägliche Einfangen mit dem Netz scheu machte.

Gefüttert wurden die Tiere ausschließlich von der Pinzette mit Mehlwürmern (Larven von Tenebrio molitor). Während der Gesamtzeit der Versuche wurde auf stabile Bedingungen geachtet. Die Versuche wurden immer zur gleichen Tageszeit durchgeführt. Der L/D Rhythmus betrug 12/12 invers zum Tag. Die Versuche wurden täglich vormittags zu Beginn der für die Fledermaus nachtaktiven Phase durchgeführt, wobei eine 15 Watt Glühlampe als schwache Beleuchtung diente. Die Temperatur betrug ganzjährig 24-26° C.

3. E R G E B N I S S E

3.1. ANDRESSUR

3.1.1. VERHALTEN BEI DER ANDRESSUR

Den ersten Schritt des qualitativen Lernens, bei dem die Fledermäuse den akustischen Reiz mit der anschließenden Belohnung in Verbindung brachten, vollzogen alle zehn Tiere zu Beginn der Andressur (mit und ohne Fading) in kurzer Zeit. Mit Einsetzen des Reizes war bei allen Fledermäusen stetes Orten und heftige Ohrbewegungen zu beobachten.

Bei der ANDRESSUR OHNE FADING drehten die Tiere den Kopf im Rhythmus der Reiztonfolgen von Lautsprecher zu Lautsprecher. Fledermäuse, die noch nicht gelernt hatten, die Frequenz zu unterscheiden, reagierten in ihrer Seitenwahl unterschiedlich:

Drei Tiere liefen in stetem Wechsel nach rechts und links. Zwei Tiere entschieden sich so lange für eine Richtung, bis die erste Falschwahl ohne Belohnung erfolgte. Daraufhin wechselten sie die Seite bis zur nächsten Falschwahl. Drei Tiere wählten die Seiten statistisch, und zwei Tiere schließlich entwickelten eine Präferenz für eine Seite.

Bei der ANDRESSUR MIT FADING kündigte sich ein erster Lernerfolg bei der Präsentation von S+ immer dadurch an, daß die Tiere sofort nach Reizbeginn nur noch in Richtung des Reizlautsprechers orteten und daraufhin zu dieser Seite hangelten.

Beim ÜBERGANG ZUR KANNPHASE (bei beiden Andressurformen) änderten alle Tiere ihr Verhalten: Sie bewegten den Kopf jetzt nur zu Beginn der Reizfolgen im Wechsel mit der seitlichen Präsentation und orteten dann mehrere Lautfolgen lang nur noch in Richtung des Lautsprechers, der S+ sendete, bevor sie sich für diese Seite entschieden.

3.1.2. ANZAHL DER ENTSCHEIDUNGEN

Die Anzahl der Entscheidungen, die pro täglicher Dressursitzung erreicht werden konnte, schwankte im Jahresmittel erheblich. Im Frühjahr und Sommer lag die durchschnittliche Futtermenge bei 20 Mehlwürmern pro Tag und Tier. Dies entsprach 20 Richtigwahlen, da die Fledermaus nach jeder Falschwahl die Möglichkeit zur Korrektur hatte.

Die Anzahl der Entscheidungen wurde bei guter Handlungsbereitschaft der Tiere durch die Verfütterung kleiner Mehlwürmer verdoppelt. Im Herbst, wenn die Fledermäuse ihre Fettpolster für den bevorstehenden

Winterschlaf anlegten, stieg die Futtermenge sogar auf das doppelte, d.h. pro Tier konnten zwischen 80 und 100 Entscheidungen pro Tag erreicht werden.

Zu dem Zeitpunkt an dem die Hufeisennasen im Freiland ihren Winterschlaf beginnen (Ende Oktober), gab es bei allen Fledermäusen einen Aktivitätsabfall. In dieser Zeit wurde lediglich auf Stabilität in der Dressur geachtet. Etwa 4 Wochen später zeigten die Tiere wieder normale Motivation.

Nach Möglichkeit wurde an allen Tagen der Woche dressiert, da die Tiere nur bei einem bestimmten Sättigungsgrad handlungsbereit waren. Waren sie zu hungrig, fehlte jegliche Konzentration auf den Reiz, und die Tiere hangelten nervös auf der Hangelstange hin und her.

3.1.3. VERSUCHE ZUR ERMITTLUNG DER GÜNSTIGSTEN REIZPRÄSENTATION

Zu Beginn der Arbeit wurden sechs Versuchsserien durchgeführt, um eine Reizsituation zu finden, die in einem vertretbaren Zeitraum zum Lernerfolg führt. Von Serie zu Serie wurden einzelne Reizparameter geändert - jeweils aufgrund der Erfahrungen der vorhergegangenen Serie. Abb.6 gibt einen Überblick über diese Entwicklung.

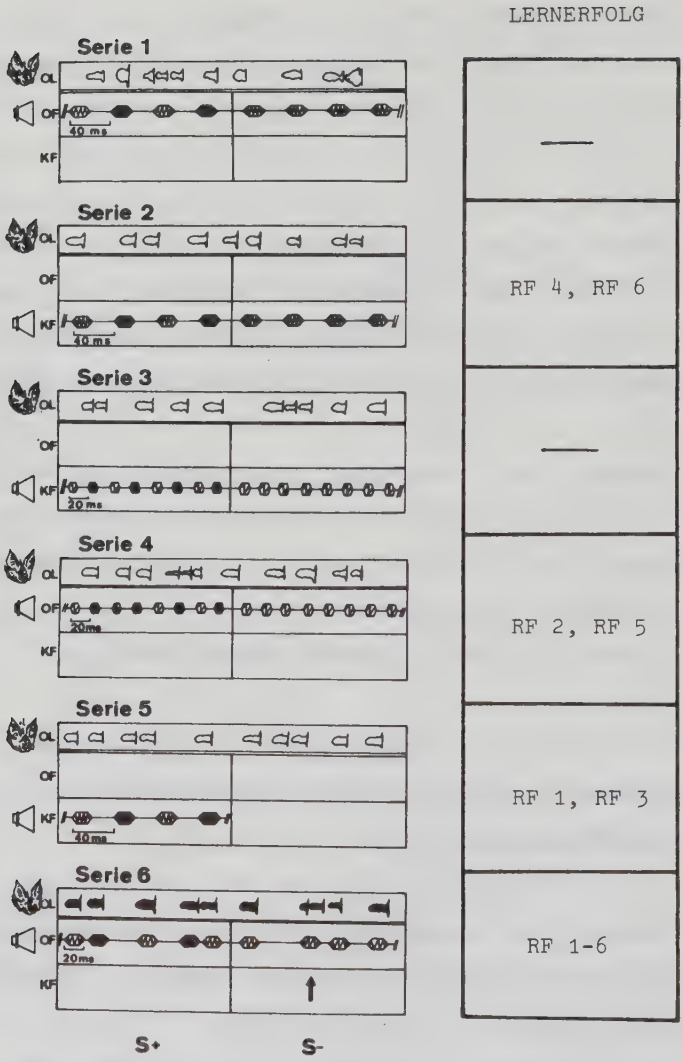


Abb.6 Schematische Darstellung der unterschiedlichen Reizparameter der Andressur-Serien 1-6. Der Lernerfolg der Rhinolophiden RF1-6 ist den unterschiedlichen Serien zugeordnet.
OL: Ortungslaute,
OF: Frequenzbereich der Ortungslaute,
KF: Frequenzbereich der Kommunikationlaute.

S e r i e 1

Beim ersten Ansatz erfolgte die Andressur ohne Fading. Die Wiederholrate der 6 Töne einer Reiztonfolge betrug 25 Hz. Als Lautdauer wurden 20 ms gewählt. Der Grundton der Tonfolgen hatte die Grundfrequenz f_R. Die ermittelten Ruhefrequenzen lagen bei den zehn Versuchstieren zwischen 82,4 kHz und 83,6 kHz. Der Frequenzabstand zwischen den beiden Tönen der Wechsel-Ton-Folge betrug Δf=1000 Hz. Einige Testreihen wurden mit Δf=500 Hz und Δf=200 Hz durchgeführt.

Kein Tier lernte die Aufgabe. Die Lernkurve für RF2 ist in Abb.7 dargestellt. In mehr als 23 Sitzungen mit meist 20 Entscheidungen war RF 2 nicht in der Lage, eine Richtigwahlrate von mehr als 80% zu erreichen. Die drittletzte Sitzung wurde schon nach 10 Durchgängen abgebrochen, da einem Umkehrlernen bei 70% Falschwahl vorgebeut werden sollte. Für die anderen Fledermäuse sehen die Kurven ähnlich aus.

S e r i e 2

Da die Tiere bei f_R nicht lernten, wurden die Reize jetzt bei gleicher Wiederholrate von 25 Hz bei einer Grundfrequenz von 23 kHz angeboten. Δf betrug 1000 Hz in einer ersten, 500 Hz in einer zweiten Versuchsreihe.

Bei dieser Grundfrequenz, die in den Frequenzbereich der Kommunikationslaute von Rhinolophus ferrumequinum fällt, erreichten RF 4 und RF 6 die Kannphase. Abb. 7 zeigt die Lernkurve für RF 4. Nach 11 Sitzungen erreichte die Fledermaus eine stabile Richtigwahlrate von mehr als 80%.

Eine Erklärung für das Lernen bei 23 kHz und das Nichtlernen bei f_R könnte sein, daß die Hufeisennasen in dem für die Kommunikation genutzten Frequenzbereich auf passives Hören eingestellt sind, während sie bei f_R auf an die Lautaussendung gekoppelte Echos warten.

S e r i e 3

Bei dieser Serie wurde eine Parameterkombination von 50 Hz Wiederholrate (10 ms Laut- und Pausendauer), 23 kHz Grundfrequenz und 500 Hz Δf gewählt.

Bei dieser Reizsituation erreichte keine der übrigen acht Fledermäuse die Kannphase. Abb.7 zeigt das Ergebnis für RF 2. Obwohl in der 3.-5. Sitzung sowie 13.-16. Sitzung ein kurzfristiger Lernerfolg zu sehen ist, stellte sich keine Stabilität der Leistung über 80% ein. Ich habe keine Erklärung, warum die Fledermäuse die Aufgabe bei dieser Parameterkombination nicht lernten.

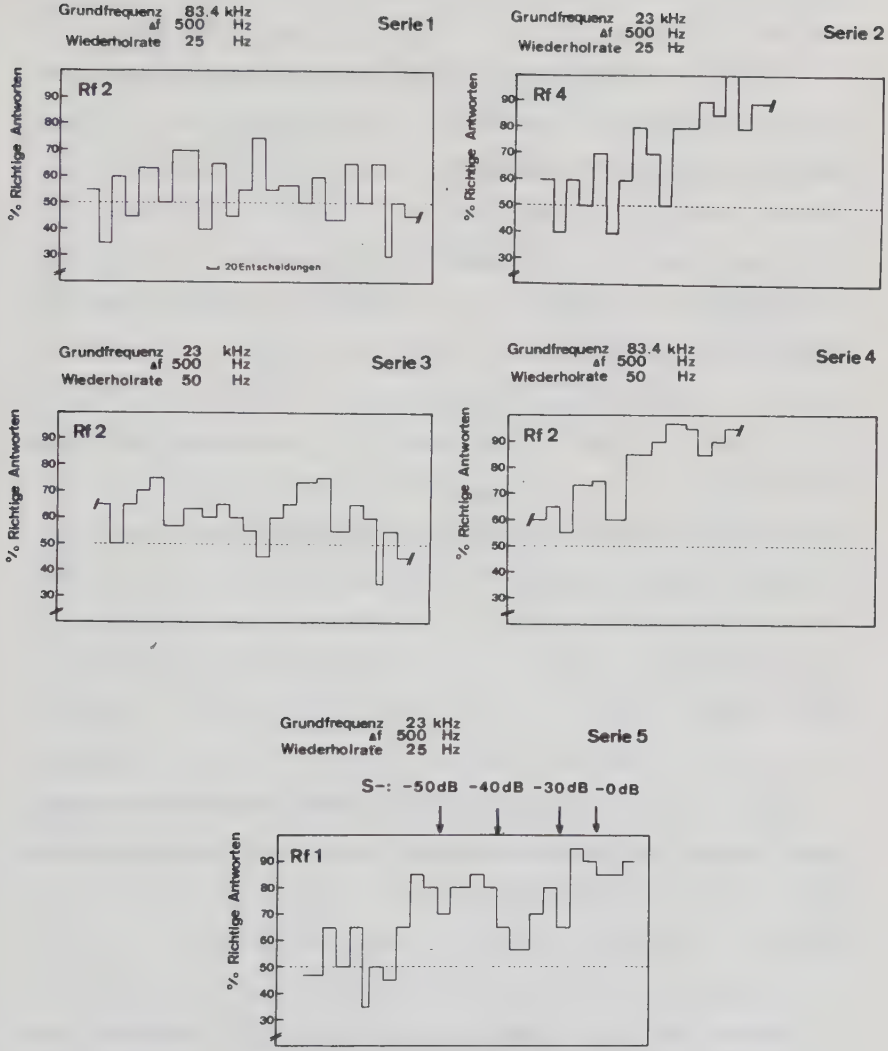


Abb.7 Lernkurven der Versuchsserien 1-5 bei ungekoppelter Reizpräsentation für je 1 Rhinolophide. Dargestellt ist der Prozentsatz richtiger Antworten, gemittelt über die Anzahl der Entscheidungen pro Versuchstag. Die Zufallsrate liegt bei 50% .

S e r i e 4

Bei diesem Ansatz erfolgte die Reizpräsentation mit einer Wiederholrate von 50 Hz. Die Grundfrequenz entsprach der individuellen Ruhefrequenz; Δf betrug 500 und 200 Hz.

Schon nach 2 Sitzungen erlernte RF 2 die Aufgabe (Δf=500 Hz) (Abb.7); kurz darauf erreichte RF5 die Kannphase (Δf=200 Hz).

Es ist mir nicht klar, warum zwei Fledermäuse in diesem Versuchsansatz bei einer Wiederholrate von 50 Hz bei f_R lernten, während sie in der vorhergegangenen Serie bei gleicher Wiederholrate bei 23 kHz nicht lernten.

S e r i e 5

Da die restlichen sechs Hufeisennasen die Dressur immer noch nicht beherrschten, wurde bei einer Wiederholrate von 25 Hz, einer Grundfrequenz von 23 kHz (vgl.Serie 2) und einem Δf von 500 Hz die Fading-Methode angewandt.

RF 1 und RF 3 erkannten mit dieser Methode den Frequenzunterschied als relevante Reizgröße nach wenigen Sitzungen. In der Lernkurve für RF 1 (Abb.7) sieht man, daß jeweils bei Zunahme des Schalldruckpegels von S- die

Lernleistung kurzfristig fiel, später eine Zunahme jedoch keine Rolle mehr spielte. Die restlichen vier Tiere wurden in diesem Jahr nicht mehr weiter dressiert.

In den Testserien 1-5 erwiesen sich zwei Reizparameter als wichtig: Frequenz und Wiederholrate, sowie deren Verhältnis zueinander. Klare Ergebnisse stellten sich aber nur in negativer Hinsicht ein: Bei langsamer Wiederholrate (25 Hz) und Ortungsfrequenz (Serie 1), sowie bei schneller Wiederholrate (50 Hz) und Kommunikationsfrequenz (Serie 3) lernte kein Tier.

Die Teilerfolge bei langsamer Wiederholrate und Kommunikationsfrequenz (Serie 2), sowie bei schneller Wiederholrate und Ortungsfrequenz (Serie 4) konnten nicht qualitativ ausgewertet werden. Lediglich der Teilerfolg bei langsamer Wiederholrate im Frequenzbereich der Kommunikationslaute, legte die Vermutung nahe, der passive Reizempfang entspreche der natürlichen Situation, in der die Fledermaus auf die passive Aufnahme von Lauten eingestellt ist.

Serie 6 wurde konzipiert, um die "natürliche" Reizpräsentation auch im Frequenzbereich der Ortungslaute zu erproben: Kopplung von Reizempfang und Ortungslaut-aussendung.

S e r i e 6

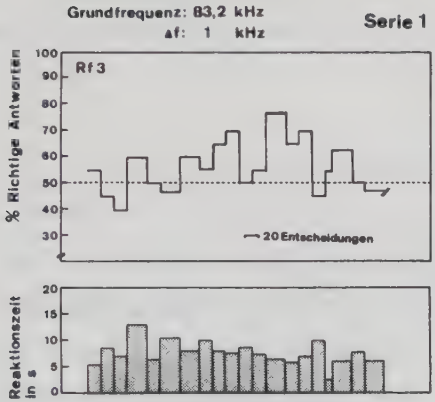
Im Gegensatz zur ungekoppelten Reizpräsentation der Serien 1-5 wurden der Fledermaus die Reize jetzt immer gekoppelt mit der eigenen Lautaussendung angeboten, und eine Situation simuliert, in der die Fledermaus den Reiz als "Echo" interpretieren kann.

Die Reiztonfolgen bestanden aus 8 Tönen. Die Reizdauer betrug 20 ms, da die Fledermauslaute in der Dressursituation etwa die gleiche Dauer hatten. Grundfrequenz war die individuelle Ruhefrequenz, Δf betrug 1000 Hz.

Bei dieser Reizpräsenation lernten sechs Rhinolophiden innerhalb eines Monats, die Frequenz zu unterscheiden. Abb.8 zeigt das vergleichende Ergebnis für Rf3. Bei ungekoppeltem Reizangebot war sie bei der Grundfrequenz f_R nicht in der Lage, nach 20 Sitzungen die Diskriminierungsaufgabe zu erlernen, wie dies aus Versuchen der Serie 1 zu erwarten war. Bot man nun die Reize gekoppelt an, erreichte Rf3 in der 11. Sitzung 70% Richtigwahlen und im folgenden Werte zwischen 80% und 90%. Die Unterscheidungsleistung blieb stabil genug, eine Schwellenmessung durchzuführen.

Mit dieser Form der gekoppelten Reizpräsentation wurde es möglich, alle sechs Fledermäuse in relativ kurzer Zeit im Frequenzbereich der Ortungslaute auf die Unterscheidung von

Ungekoppelte Reizpräsentation



Gekoppelte Reizpräsentation

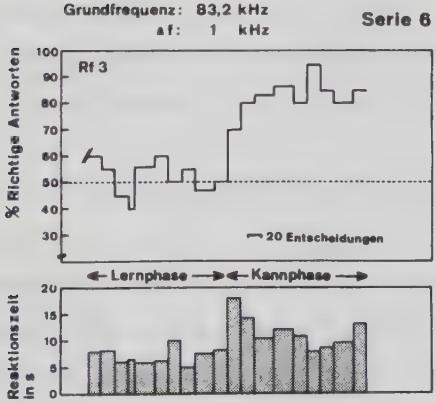


Abb.8 Vergleich der Lernkurven für RF3 bei ungekoppelter und gekoppelter Reizpräsentation bei der Grundfrequenz f_R. Im unteren Teil der Graphiken ist die Reaktionszeit von Reizbeginn bis Reizende aufgetragen, gemittelt über alle Entscheidungen eines Versuchstages.

Frequenzen zu dressieren. Entscheidend war, daß der Reiz zeitlich auf die eigene Lautaussendung folgte, und von der Fledermaus als "Echo" interpretiert werden konnte.

3.1.4. REAKTIONSZEIT

In den beiden Versuchsserien 1 und 6 wurde die Reaktionszeit, d.h. die Zeit von Reizbeginn bis Ankunft der Fledermaus am Stangenende mit dem Mikroprozessor gemessen (Abb.8). Bei ungekoppelter Reizpräsentation lag die Reaktionszeit - abgesehen von der viertletzten Sitzung, die nur aus 10 Entscheidungen bestand - in der Lernphase zwischen 5 s und 13 s. Da eine Reiz-Ton-Folge (S+ bzw. S-) aus 6 Tönen bestand, konnten in dieser Zeit zwischen 15 und 40 Reiz-Ton-Folgen präsentiert werden. Damit konnte die Fledermaus 8-20 mal S+ und S- vergleichen.

Im gekoppelten Fall wurden in der Lernphase Reaktionszeiten vergleichbarer Dauer mit Werten zwischen 5 s und 11 s gemessen. Mit dem Übergang in die Kannphase stieg die Reaktionszeit deutlich auf 18 s an. Im weiteren Verlauf der Kannphase nahm die Reaktionszeit wieder ab, blieb jedoch geringfügig länger als in der Lernphase. Wieviel Präsentationen von S+ und S- hier in eine Sekunde fielen, läßt sich nicht genau errechnen, da die Fledermaus die Wiederholrate selbst bestimmte.

3.2. KANNPHASE

3.2.1. UNTERSCHEIDUNGSLEISTUNG BEI VERSCHIEDENEN GRUNDFREQUENZEN

Unabhängig von der Andressur-Methode und den verwendeten Reizparametern beherrschten die Tieren in der Kannphase weiterhin ihre Aufgabe, wenn zu einer anderen Grundfrequenz oder Reizpräsentation gewechselt wurde.

Die Meßserien zur Ermittlung der Unterscheidungsleistung für Frequenzen folgten zwei abwechselnd eingesetzten Mustern:

a) Bei den ersten 10 - 20 Entscheidungen war der Frequenzunterschied Δf weit oberhalb der erwarteten Schwelle. In vier bis fünf Schritten mit je 20 Entscheidungen wurde Δf jeweils verringert bis in deutlich unterschwellige Bereiche ("down"-Messungen).

b) Die Messungen wurden im unterschwelligen Bereich begonnen und durch schrittweise Erhöhung von Δf in den überschwelligen Bereich geführt ("up"-Messungen). Möglichst wenige Messungen wurden im unterschwelligen Bereich durchgeführt.

In der Regel wies die Schwelle für "down"-Messungen andere Werte auf, als bei umgekehrter Messung. Abb.9 zeigt, daß bei RF2 außer bei den Grundfrequenzen 70 und 23 kHz die Schwellenwerte bei "down"-Messungen höher liegen, als bei "up"-Messungen. Die im letzten Fall besseren Werte wurden als Schwellenwerte genommen.

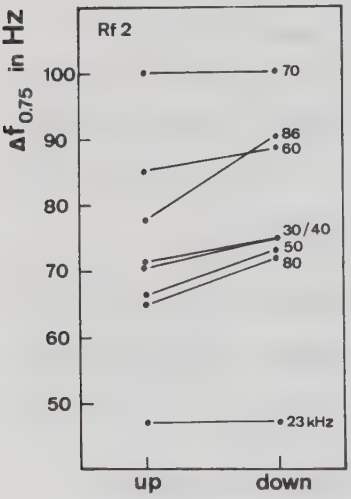


Abb. 9

75%-Schwellenwerte der Unterscheidungsleistung für RF2 bei Grundfrequenzen von 23 - 86 kHz in Abhängigkeit von "up"- und "down"-Messungen.

Generell erwartet man bei derartigen Meßserien eine gegenläufige Entwicklung. Hier könnte das bessere Resultat bei den "up"-Messungen darauf zurückzuführen sein, daß die Handlungsbereitschaft aufgrund von Hunger bei Erreichen der Schwelle größer war.

Bei verschiedenen Grundfrequenzen verlaufen die Unterscheidungskurven unterschiedlich. Abb. 10 und 11 zeigen eine willkürliche Auswahl von Kurvenverläufen. In Abb.10 a und b sind die Werte für drei Fledermäuse dargestellt, um die weitgehende Übereinstimmung der individuellen Schwellen zu demonstrieren. In den Darstellungen der Abb. 11 sind nur noch die Unterscheidungskurven von RF 3 dargestellt.

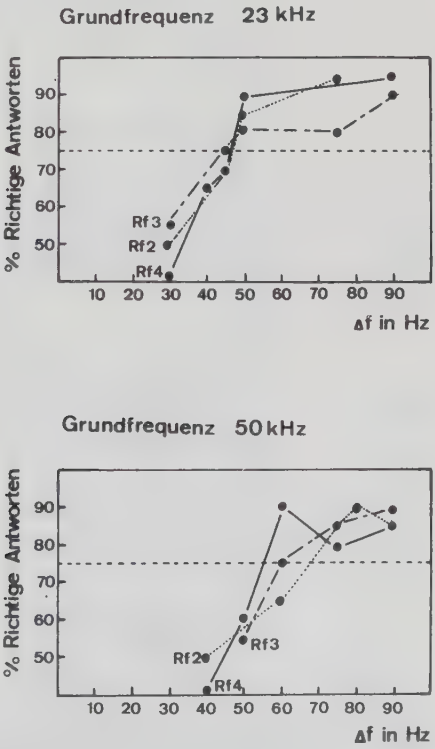


Abb. 10

Unterscheidungsleistung von RF2,3 und 4 für die Grundfrequenzen 23 und 50 kHz. Dargestellt ist der Prozentsatz richtiger Antworten in Abhängigkeit von Δf. Die Schwelle wird bei 75% Richtig-Wahl-Rate definiert.

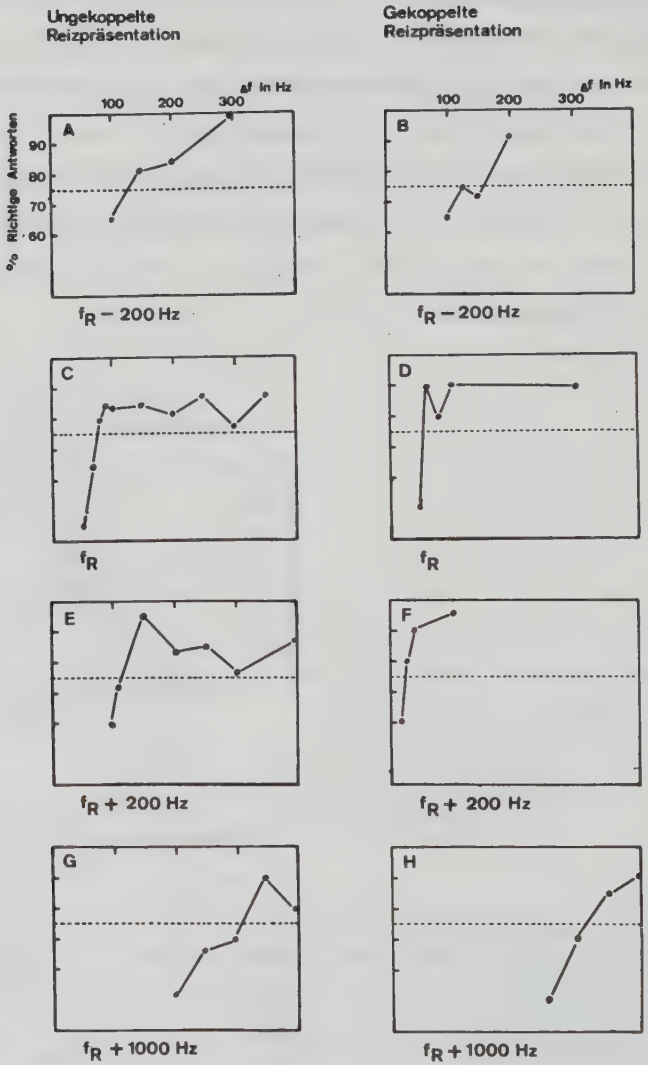


Abb.11 Unterscheidungsleistung von RF3 bei verschiedenen Grundfrequenzen bezogen auf die individuelle Ruhefrequenz f_R. Verglichen wird der Prozentsatz richtiger Antworten in Abhängigkeit von Δf bei ungekoppelter und gekoppelter Reizpräsentation. Die Schwelle liegt bei 75% Richtig-Wahl-Rate.

Im für die Fledermaus interessanten Frequenzbereich zwischen f_R und f_R +200 Hz verlaufen die Unterscheidungskurven im Schwellenbereich sehr viel steiler (Abb.11C,D,E,F) als bei den übrigen Grundfrequenzen (Abb.11 A,B,G,H).

Die Meßmethode - gekoppelte oder ungekoppelte Reizpräsentation - hat bei den meisten Grundfrequenzen keinen Einfluß auf den Schwellenkurvenverlauf. Bei der Grundfrequenz f_R +200 Hz ergeben sich jedoch deutliche Unterschiede (Abb.11 E,F; s.u.).

3.2.2. REAKTIONSZEIT

Bei den Detailmessungen im Frequenzbereich der Ortungslaute, d.h. bei Grundfrequenzen zwischen 80 kHz und 86 kHz, wurde die Reaktionszeit bei jeder Entscheidung bei vier Hufeisennasen gemessen.

Die Messungen wurden für jede Fledermaus wie folgt ausgewertet (Abb.12, RF3):

1. Es wurde aufgeteilt in gekoppelte und ungekoppelte Reizpräsentation.

2. Es wurde getrennt nach Richtig- und Falsch-Entscheidung (Abb.12:Richtig=weiße Säule;Falsch=schwarze Säule).

3. Alle Messungen bei einer bestimmten Grundfrequenz wurden in drei Bereiche zusammengefaßt:
   - 3.1. Alle überschwelligen Messungen
   - 3.2. Alle unterschwelligen Messungen
   - 3.3. Alle Werte an der Schwelle, bzw. jeweils ein Meßschritt über und unter der Schwelle.

4. Alle Werteintragungen für eine bestimmte Grundfrequenz in einem bestimmten Bereich (z.B. Überschwelliger Bereich, richtige Entscheidung, ungekoppelte Reizpräsentation) wurden gemittelt.

Daraus ergibt sich Abb.12. Dargestellt sind die Werte für RF3. Messungen bei den anderen Fledermäusen ergeben ähnliche Werte. Folgende Auswertung dieser Graphik ist möglich:

Sie zeigt deutlich, daß die Reaktionszeit im Schwellenbereich überwiegend länger war, als im unterschwelligen oder überschwelligen Bereich. Andere systematisch auftretende Besonderheiten zeigt die Graphik nicht.

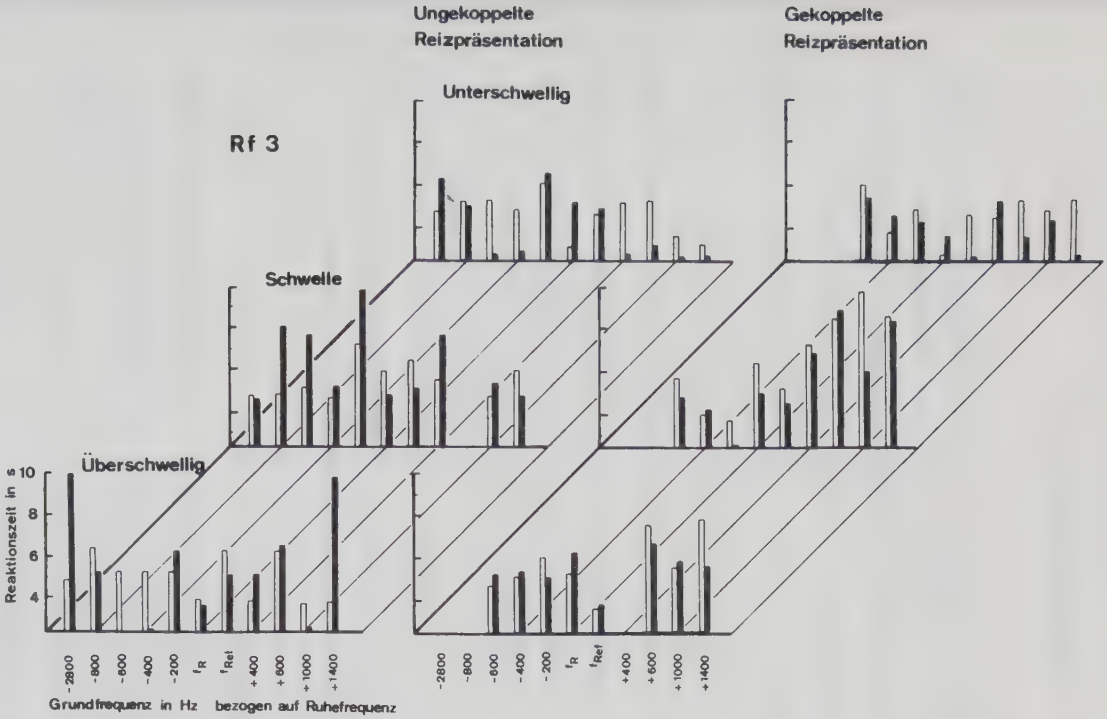


Abb.12 Reaktionszeiten für RF3 bei verschiedenen Grundfrequenzen bei überschwelligen und unterschwelligen Δf-Werten und Δf-Werten im Schwellenbereich. Richtige Entscheidungen: weiße Säulen; falsche Entscheidungen: schwarze Säulen. Weiter Erläuterungen s. Text.

3.2.3. UNTERSCHEIDUNGSLEISTUNG BEI REIZEN MIT VERSCHIEDENEM SCHALLDRUCK

Die Hörschwellenkurve von Rhinolophus ferrumequinum zeigt drei Frequenzbereiche niedriger Schwelle (ca. 0 dB), die bei ca. 40 und 80 kHz durch zwei Gebiete hoher Schwelle (25-30 dB) getrennt sind (LONG und SCHNITZLER, 1975). Der Flankenabfall bei 80 kHz zu höheren Frequenzen ist sehr steil.

Da sich in diesem Bereich die Sensitivität stark ändert, kommt es bei gleichbleibendem Schalldruckpegel des Reizes zu unterschiedlicher Lautstärkeempfindung. Dies könnte dazu führen, daß die Fledermaus in der Dressur die um Δf verschiedenen Töne nicht aufgrund verschiedenen Tonhöhen-, sondern aufgrund unterschiedlicher Lautstärkeempfindung unterscheidet. Um dies auszuschließen, wurden folgende Kontrollversuche bei allen Tieren durchgeführt:

1. Angeboten wurden:
   a) eine Wechsel-Ton-Folge, deren Einzeltöne mit gleichem Schalldruckpegel präsentiert wurden, und
   b) eine Konstant-Ton-Folge, deren Töne wechselnden Schalldruckpegel aufwiesen (alternierend wechselnde Schallpegeldifferenz 6 dB).
   Die Grundfrequenz war f_{R-600} ; Δf betrug 500 Hz.

Wäre die Entscheidung der Fledermaus von einer Lautstärkeempfindung beeinflußt, so würde die wechselnde Lautstärke, mit der sie auch die Töne der Konstant-Ton-Folge wahrnimmt, die Sicherheit ihrer Entscheidung für die Wechsel-Ton-Folge verringern. Alle Tiere entschieden sich jedoch weiterhin richtig für die Wechsel-Ton-Folge.

2. Anstatt eine Konstant-Ton-Folge und eine Wechsel-Ton-Folge zu präsentieren, wurden zwei Konstant-Ton-Folgen angeboten. Eine war aus gleichfrequenten Tönen gleichen Schalldruckpegels, die andere aus gleichfrequenten Tönen mit abwechselnd auftretendem unterschiedlichen Schalldruckpegel (-6 dB) zusammengesetzt. Grundfrequenz war f_{R-600}.

Wäre die Entscheidung der Fledermäuse von unterschiedlicher Lautstärkeempfindung geleitet, so hätten sie sich eindeutig für die Konstant-Ton-Folge mit den Tönen wechselnden Schalldruckpegels entschieden. Tatsächlich entschieden sie statistisch. Damit läßt sich eine Frequenzunterscheidung aufgrund von Schalldruckpegelunterscheidung ausschließen.

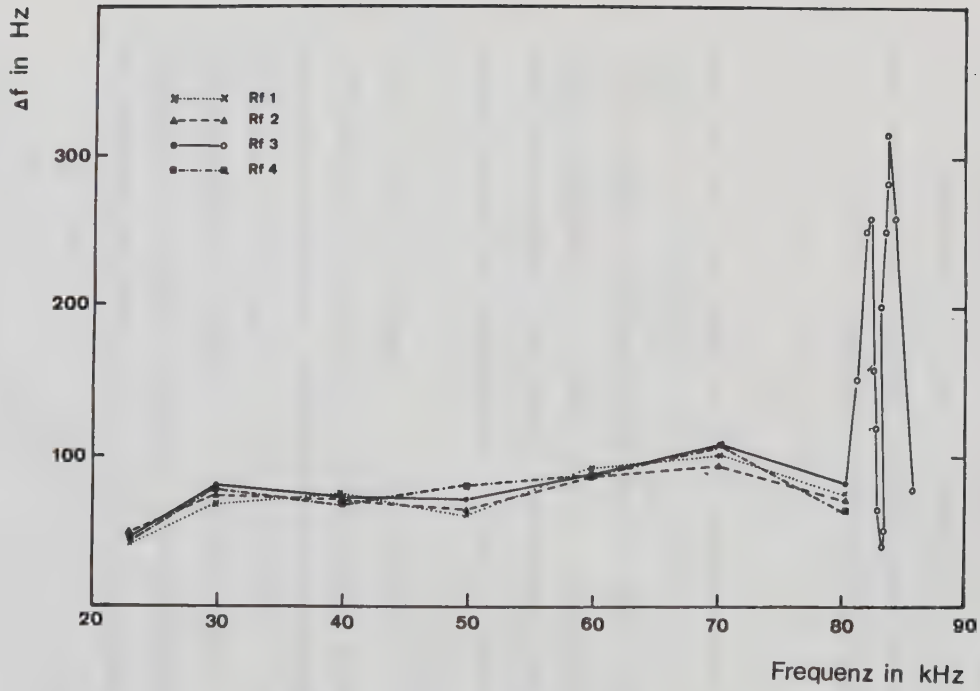


Abb.13 75%-Schwellenwerte für das FUV in Abhängigkeit von der Grundfrequenz. Für die Grundfrequenzen 23-80 kHz ist die Unterscheidungsleistung für RF1-4 bei ungekoppelter Reizpräsentation dargestellt (ausgefüllte Symbole), für die Grundfrequenzen 80-86 kHz für RF3 bei gekoppelter Reizpräsentation (offene Kreise).

3.2.4. FREQUENZUNTERSCHEIDUNGSVERMÖGEN

Bei jeder Grundfrequenz wurde als Schwelle für das Frequenzunterscheidungsvermögen (FUV) das Δf genommen, bei dem die Unterscheidungskurve die 75%-Linie schneidet (Abb.11). Der Schwellenwert galt als bestätigt, wenn mindestens 3 Tiere ähnliche Werte aufwiesen.

In Abb. 13-15 sind für vier Tiere die Δf-Schwellenwerte für alle gemessenen Grundfrequenzen dargestellt. Der Frequenzbereich von 20-80 kHz, der nur mit ungekoppelter Reizpräsentation gemessen wurde, zeigt bei allen vier Tieren einen relativ gleichförmigen Verlauf. Von 23-70 kHz nimmt Δf geringfügig von ca. 50 Hz auf ca. 100 Hz zu und sinkt bei der Grundfrequenz von 80 kHz auf ca. 70 Hz ab.

Im Frequenzbereich von 80 bis 86 kHz wurden Messungen sowohl mit ungekoppelter (Abb. 14) als auch gekoppelter Reizpräsentation (Abb.15) durchgeführt. Bei diesen Kurven fallen zwei Gebiete mit hoher Schwelle (im folgenden als "Maxima" bezeichnet) mit einem Δf von ca. 300 Hz bei f_R -1000 Hz und f_R +1000 Hz auf.

Die beiden Maxima umschließen fast symmetrisch ein Schwellenminimum. Während sich die Werte für die beiden Maxima in Abhängigkeit von der Reizpräsentation nicht

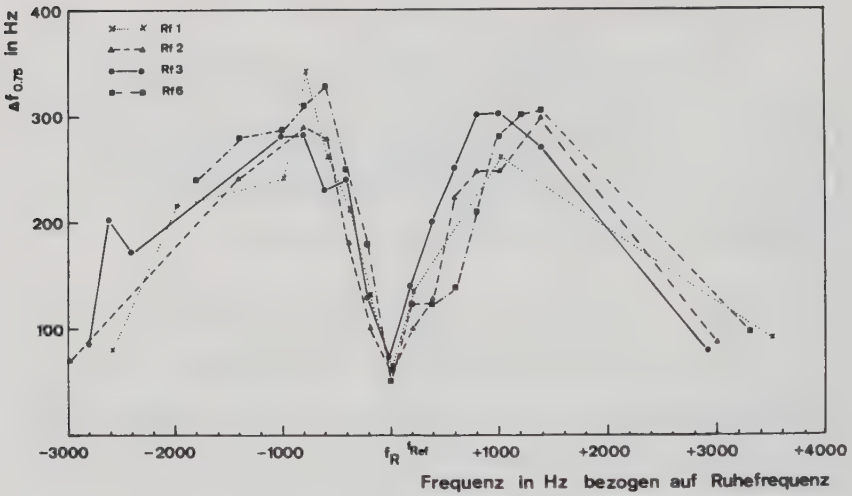

Δf0,75 in Hz
400
300
200
100
Rf 1
Rf 2
Rf 3
Rf 6
-3000
-2000
-1000
fR fRef
+1000
+2000
+3000
+4000
Frequenz in Hz bezogen auf Ruhefrequenz

Abb. 14

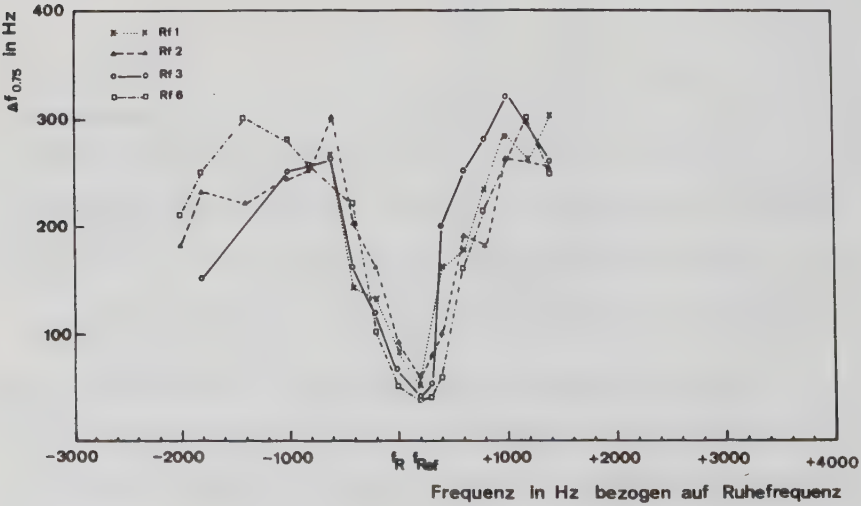

Δf0,75 in Hz
400
300
200
100
Rf 1
Rf 2
Rf 3
Rf 6
-3000
-2000
-1000
fR fRef
+1000
+2000
+3000
+4000
Frequenz in Hz bezogen auf Ruhefrequenz

Abb. 15

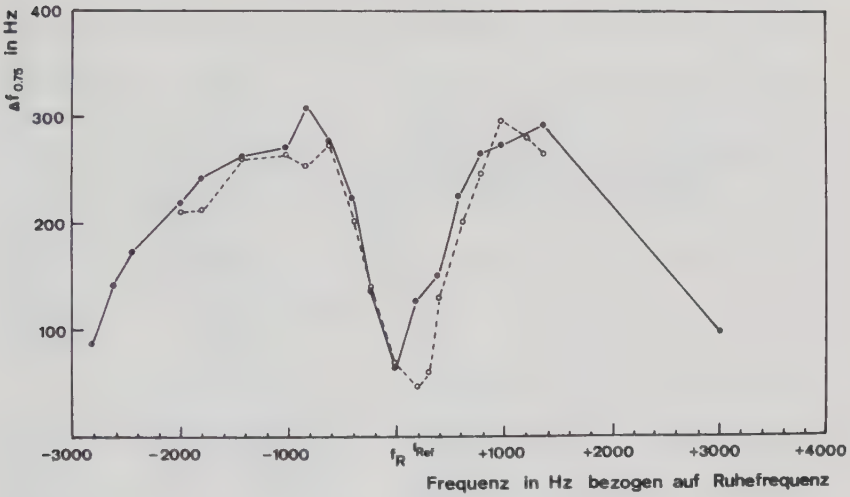


Abb. 16

Abb.14 FUV von RF1-4 in Abhängigkeit von den Grundfrequenzen im Frequenzbereich der Ortungslaute (ca. 80-86 kHz) bezogen auf die individuellen Ruhefrequenzen bei ungekoppelter Reizpräsentation.

Abb.15 FUV von RF1-4 in Abhängigkeit von den Grundfrequenzen im Frequenzbereich der Ortungslaute (ca. 80-86 kHz) bezogen auf die individuellen Ruhefrequenzen bei gekoppelter Reizpräsentation.

Abb.16 Gemittelte Kurve aus den Schwellenwerten der Abb.14 und 15 für RF1-4.
●——● Ungekoppelte Reizpräsentation
o——o Gekoppelte Reizpräsentation.

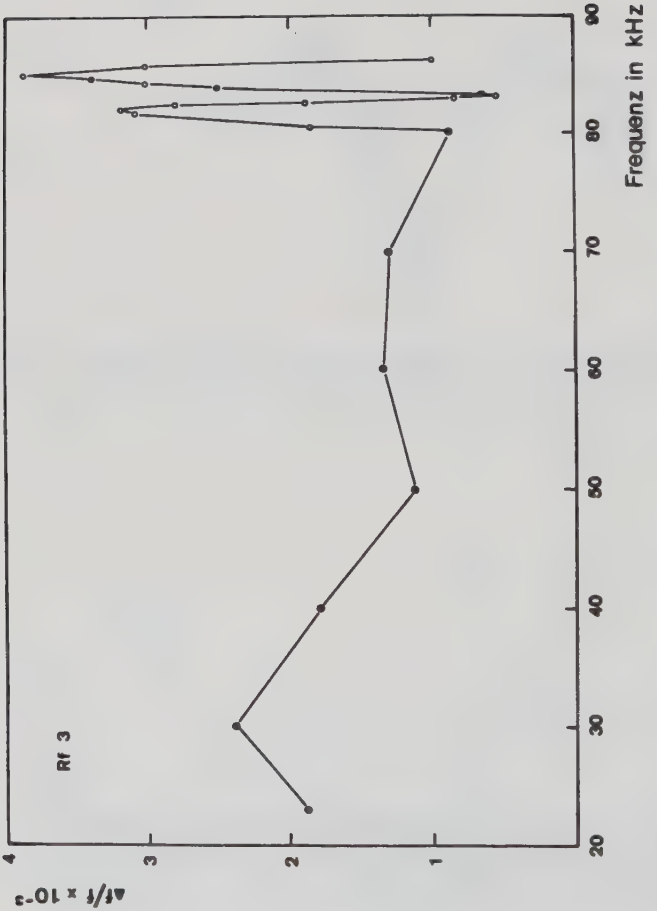


Abb.17 Relatives FUV Δf/f von RF3 in Abhängigkeit von der Grundfrequenz.

ändern, ergibt sich bei ungekoppelter Reizpräsentation ein anderes Minimum als bei gekoppelter. Bei ungekoppelter Präsentation liegt das Minimum (Unterschiedsschwelle 50-75 Hz) bei f_R (Abb.14). Werden die Reize gekoppelt zur Lautaussendung angeboten, verbessert sich die Unterscheidungsleistung bei der Referenzfrequenz f_{Ref}, und die Werte erreichen ein absolutes Minimum. Die Frequenzunterschiedsschwelle im Minimum beträgt 40-60 Hz (Abb.15).

Zu beiden Seiten der Maxima fällt Δf bei 80 und 86 kHz wieder auf Werte kleiner als 100 Hz ab. Bei gekoppelter Reizpräsentation konnten keine Messungen für Grundfrequenzen unterhalb f_R -2000 Hz und oberhalb f_R +1400 Hz durchgeführt werden, da die Fledermäuse nicht mehr auf den Reiz reagierten. Ebenso zeigten sie - unabhängig von der Reizpräsentation keine interpretierbare Verhaltensänderung bei Grundfrequenzen größer als 86 kHz.

Das relative FUV kann als Verhältnis $\Delta f/f$ angegeben werden (Weber-Quotient). Der Weber-Quotient $\Delta f/f$ zeigt die Abhängigkeit des FUVs von der Grundfrequenz deutlicher (Abb.17): Das relative FUV von RF3 nimmt von 20 auf 30 kHz Grundfrequenz von 2% auf 2,4% ab, von 30 auf

50 kHz Grundfrequenz von 2,4% auf 1,3% zu, und bleibt zwischen 50 und 80 kHz bei 1,2% annähernd gleich. Zwischen den Grundfrequenzen 80 und 86 kHz beträgt das relative FUV $\Delta f/f$ bei beiden Maxima 3,1% bzw. 3,9% . Dem FUV bei f_{Ref} von 40 Hz entspricht ein relatives FUV von 0.5% .

3.2.5. LAUTAUFNAHMEN

In den unterschiedlichen Reizsituationen wurden die Fledermauslaute von vier Tieren und die Reize mit einem Tonband aufgenommen und anschließend analysiert. Anlaß zu zu diesen Aufnahmen gab die Tatsache, daß die Fledermäuse kontinuierlich im Versuch orteten.

Lautstruktur

Bei den aufgezeichneten Ortungslauten handelte es sich nur selten um Einzellaute. In allen Reizsituationen wurden überwiegend Lautgruppen von 2, 3 oder 4 Lauten ausgesandt. Als Beispiel zeigt Abb.18 die Sonagramme und Schalldruckverläufe einiger Ortungslaute von RF3 (Grundfrequenz f_R ; ungekoppelte Reizpräsentation; Lernphase).

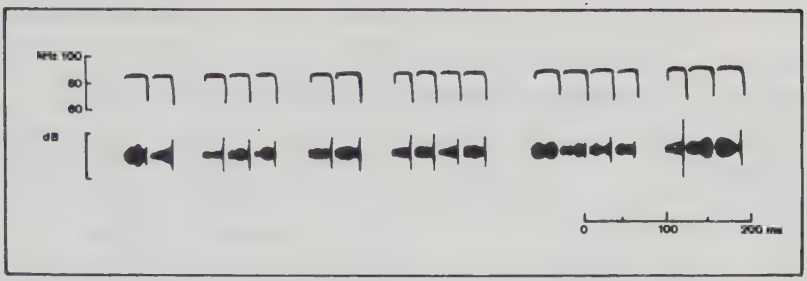


Abb.18 Sonagramme und Schalldruckverläufe einiger Ortungslaute aus der Lernphase von RF3 (Grundfrequenz f_R, ungekoppelte Reizpräsentation).

Bei dieser Fledermaus fiel auf, daß die frequenzmodulierten Endteile der Laute sehr viel energiereicher waren als die cf-Lautanteile. Dies ist beim drittletzten Laut in Abb.18 besonders deutlich zu sehen.

Lautdauer

Die Lautdauer der im Versuch erzeugten Ortungslaute war bei allen Fledermäusen in verschiedenen Versuchssituationen unterschiedlich. Ein systematisches Muster, nach dem die Dauer der Laute bestimmten Versuchssituationen zugeordnet werden kann, wurde nur bei einer Fledermaus (RF3) gefunden. Tabelle 1 zeigt als Beispiel die Auswertung der Ortungslaute einer Entscheidung.

	UNGEKOPPELT						GEKOPPELT		
	Kommunikationsbereich			Ortungsbereich			Ortungsbereich		
	N	$\bar{x}$	σ	N	$\bar{x}$	σ	N	$\bar{x}$	σ
Lernphase	69	14.1	±3.9	22	32.9	±7.7	59	18.5	±4.2
Kannphase	79	16.4	±4.5	47	33.9	±5.2	104	18.0	±4.8

Tab.1 Durchschnittliche Lautdauer der Ortungslaute bei einer Entscheidung von RF3 in der Lern- und Kannphase bei unterschiedlichen Reizparametern.
N: Anzahl der Ortungslaute
$\bar{x}$: Durchschnittliche Lautdauer
σ: Standardabweichung.

In der ungekoppelten Reizsituation waren die Ortungslaute im Mittel bei Reizfrequenzen im Kommunikationsbereich kürzer, bei Reizfrequenzen im Ortungsbereich länger als die Reizlaute. Lern- und Kannphase unterschieden sich nicht wesentlich.

Bei gekoppelter Reizpräsentation waren die Fledermauslaute im Gegensatz zur ungekoppelten Reizpräsentation im Mittel etwas kürzer als die Reize in Lern- und Kannphase.

Der "Duty cycle" veränderte sich jedoch nicht, da die kürzere Lautdauer durch eine Erhöhung der Wiederholrate ausgeglichen wurde.

Aussendefrequenz

Im Flug kompensiert Rhinolophus ferrumequinum Dopplereffekte, die die Echofrequenzen entsprechend der eigenen Fluggeschwindigkeit nach oben verschieben, durch Absenken der Aussendefrequenz.

Um zu klären, ob die Hufeisennasen bei gekoppelter Reizpräsentation auf über der Sollfrequenz liegende Reizfrequenzen ebenfalls mit Frequenzabsenkung reagieren und diese damit als Echo interpretieren, wurden die Frequenzen der ausgesandten Laute in dieser Situation bestimmt.

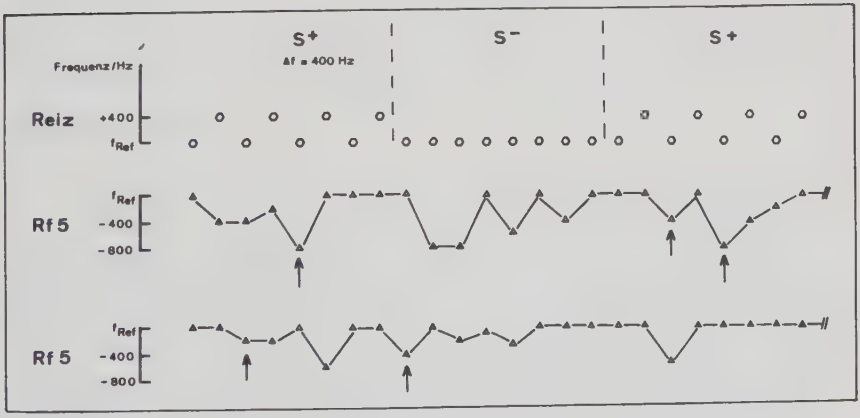


Abb.19 Aussendefrequenz einiger Ortungslaute von RF5 bei zwei Entscheidungen.

Nur eine der Fledermäuse (RF5) versuchte, den Frequenzunterschied in der Wechsel-Ton-Folge zu kompensieren. In Abb. 19 sind die Frequenzen einiger Laute bei zwei Entscheidungen aufgezeichnet (Grundfrequenz f_{Ref}; Δf=400 Hz). Die Absenkung der Aussendefrequenz folgt jedoch nur selten dem vorgegebenen Reizmuster (Abb.19"↑").

Ein Grund dafür könnte sein, daß es ihr durch das Absenken der Aussendefrequenz nicht gelang, die Reizfrequenz auf die Referenzfrequenz einzustellen. Zumindest bedeutet dies Ergebnis, daß RF5 bei gekoppelter Reizpräsentation und Reizfolgen im Bereich der Referenzfrequenz den Reiz als Echo interpretiert.

4. D I S K U S S I O N

4.1. ABHÄNGIGKEITEN DES FREQUENZUNTERSCHEIDUNGSVERMÖGENS

4.1.1. ABHÄNGIGKEIT DES FUVs VOM EMPFINDUNGSPEGEL

Das FUV ist abhängig vom Schalldruckpegel des Reizes. Da Hörschwellenkurven bei verschiedenen Frequenzen unterschiedlich hohe Schwellen aufweisen, und sich damit die Lautstärkeempfindung eines Tones bei gleichbleibendem Schalldruckpegel in Abhängigkeit von der Frequenz ändert, ist in psychophysischen Experimenten die Empfindungsstärke des Reizes wichtig. Der Schalldruckpegel des Reizes über der Ruhehörschwelle wird als Empfindungspegel (Sensation Level -SL-) bezeichnet. Bei Unterschreitung eines bestimmten Grenzwertes für den SL verschlechtert sich das FUV (ZWICKER, 1982).

Bei den in dieser Arbeit durchgeführten Messungen an Rhinolophus ferrumequinum wurden die Reize mit einem gleichbleibenden Schalldruckpegel von 80dB SPL angeboten. Man kann davon ausgehen, daß die Fledermäuse die Reize ohne wesentliche Abschwächung empfingen, da sie sich immer zur Reizquelle hinwendeten. Im untersuchten Frequenzbereich wurden bei Rhinolophus Hörschwellen zwischen ca. 0 und 30 dB SPL gemessen. (LONG und SCHNITZLER, 1975; vgl. Abb.21). Somit lagen die Reize in Frequenzbereichen mit

hoher Ruhehörschwelle bei ca. 50dB SL, und in Frequenzbereichen mit niedriger Ruhehörschwelle bei ca. 80dB SL.

Bei der Maus wurde die Abhängigkeit des FUVs vom SL systematisch gemessen (EHRET, 1975). Der Grenzwert für die Verschlechterung des FUVs lag bei allen gemessenen Grundfrequenzen bei 60dB SL. Wurde dieser Grenzwert z.B. um 30dB unterschritten, verschlechterten sich die Δf-Werte bei den unterschiedlichen Grundfrequenzen bis zum Faktor 1,4. Beim Menschen verschlechterte sich das FUV erst, wenn ein SL von 40dB unterschritten wurde (SHOWER und BIDDULPH, 1931). ZWICKER (1982) gibt sogar einen Grenzwert von 30dB SL an. Beim Affen (Macaca mulatta) wurde das FUV sowohl bei 40 als auch bei 60dB SL bestimmt (STEBBINS, 1970). Die Δf-Werte unterschieden sich nicht wesentlich, d.h. daß der Schalldruckpegel der Reize mit 40dB SL keinen Einfluß auf das FUV hatte.

Wenn diese bei anderen Säugern gemessenen Grenzwerte für den Empfindungspegel auf Rhinolophus ferrumequinum übertragbar sind, sollte der SL keinen wesentlichen Einfluß mehr auf die Unterscheidungsleistung haben, da die Reize immer einen SL von mindestens 50dB hatten. Inwieweit allerdings die Ergebnisse bei anderen Säugern auf den hochspezialisierten Frequenzbereich der Ortungslautfrequenzen zwischen 80 und 86 kHz übertragen werden können,

ist unbestimmt. Evtl. liegen hier im basalen Teil der Cochlea aufgrund der speziellen morphologischen Strukturen andere Verarbeitungsprinzipien vor als im übrigen Cochleabereich, der mit dem anderer Säuger vergleichbar ist.

4.1.2. ABHÄNGIGKEIT DES FUVs VON DER REIZDAUER

Mit abnehmender Reizdauer verschlechtert sich das FUV, wenn ein Grenzwert unterschritten wird. Beim Menschen verschlechtert sich das FUV, wenn die Reiztöne kürzer als 50 ms werden (LIANG und CHISTOVICH, 1961; HENNING, 1970). Dieser Wert läßt sich auf Rhinolophus sicherlich nicht übertragen, da die Ortungslaute häufig eine kürzere Dauer haben.

Die Reizdauer, mit der das FUV bei Rhinolophus ferrumequinum gemessen wurde, betrug 20 ms. Um zu gewährleisten, daß diese relativ kurze Reizdauer keinen Einfluß auf das FUV nimmt, wurde die Abhängigkeit des FUVs von der Reizdauer bestimmt. Bei den Grundfrequenzen 20, 30 und 40 kHz wurde die Unterscheidungsleistung bei 10, 7, 5, 4, 3 und 2,5 ms Reizdauer gemessen. Bei 10, 7, 5 und 4 ms Reizdauer betrug die An- und Abstiegszeit der trapezförmig modulierten Signale 1 ms, bei 3 und 2,5 ms Reizdauer 0,5 ms. Die Wiederholrate betrug 25 Hz.

Das Ergebnis für drei Rhinolphiden zeigte, daß sich bis zu einer Lautdauer von 5 ms (Grundfrequenz 20 und 40 kHz) bzw. 3 ms (Grundfrequenz 30 kHz) die Unterscheidungsleistung nicht verschlechterte. Erst bei einer weiteren Verkürzung der Reize stiegen die Δf-Werte sehr rasch an.

VATER (1977) bestimmte die Integrationszeiten für konstant-frequente Signale für Einzelzellen im Nucleus cochlearis von Rhinolophus. Bei Neuronen mit niedrigen Bestfrequenzen dauerte die Integration nicht länger als 4-5 ms, bei Neuronen mit Bestfrequenzen im Bereich der Ortungslaute 1,5-9 ms. Kein Neuron auf dieser allerdings niedrigen Verarbeitungsstufe der Hörbahn integrierte länger als 10 ms.

Die hier im Verhaltensexperiment gemessenen Grenzwerte von 3-5 ms für niedrige Grundfrequenzen (20-40 kHz) stimmen mit den neurophysiologisch gemessenen Integrationszeiten von Neuronen des Nucleus cochlearis überein.

Für den Frequenzbereich der Ortungslaute wurde der Grenzwert nicht bestimmt. Da die Integrationszeiten von Neuronen im hochfrequenten Bereich teilweise sogar erheblich kürzer sind als im niederfrequenten Bereich (VATER, 1977) kann man annehmen, daß für diesen Frequenzbereich keine wesentlich höheren Grenzwerte gelten. Es wird davon ausgegangen, daß die tatsächliche Signaldauer von 20 ms ausreichend lange war, um bei der Fledermaus die Grenzleistung des FUVs zu erzielen.

4.1.3. ABHÄNGIGKEIT DES FUVs VON DER REIZPRÄSENTATION

Das FUV wurde für die Grundfrequenzen 80-86 kHz bei zwei Formen der Reizpräsentation gemessen. Die Reize wurden sowohl ungekoppelt, d.h. unabhängig von der Lautaussendung der Fledermaus, als auch gekoppelt, d.h. getriggert von den Fledermauslauten, angeboten. Im wesentlichen stimmen die Δf-Werte für beide Formen der Reizpräsentation überein. Nur bei der Referenzfrequenz f_{Ref} wird das FUV besser, wenn die Reize gekoppelt angeboten werden. Während die Unterscheidungsleistung bei ungekoppelter Reizpräsentation für vier Rhinolophiden zwischen 100-140 Hz lag, verbesserten sich die Δf-Werte bei gekoppelter Reizpräsentation um den Faktor 2-3 auf 40-100 Hz (Abb.14-16).

Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Versuchsituationen lag in der zeitlichen Interaktion von Fledermauslaut und Reiz.

Im Flug überlappt sich der Echoempfang zeitlich mit der Lautaussendung. Die Bedeutung dieser Überlappung konnte im Labor gezeigt werden (SCHULLER, 1977): Hufeisennasen kompensierten Dopplereffekte nur, wenn sich Laut und Reizecho überschnitten. Die beste Kompensationleistung wurde gemessen, wenn das Echo 3 ms nach Lautaussendung eintraf. Die Kompensationsleistung nahm mit zunehmender Echoverzögerung ab. Traf das Echo erst 20-30 ms nach Beginn

der Lautaussendung ein, wurden Abweichungen in der Echofrequenz nicht mehr kompensiert. Der fm-Endteil des Echos scheint dabei keine wesentliche Rolle zu spielen, denn Rhinolophus kompensierte auch bei reinen cf-Echos, denen der fm-Endteil fehlte.

Bei neurophysiologischen Untersuchungen fand SCHULLER (1979) im Colliculus inferior Neurone, die nur auf künstliche Reize antworteten, wenn die Fledermaus vokalisierte.

Diese Ergebnisse zeigen, daß die Vokalisation die neuronale Verarbeitung der Echos beeinflußt. In den Versuchen dieser Arbeit verbesserte sich die Leistung des Empfängers bei der Referenzfrequenz, wenn ein konstantfrequenter Reiz an die Vokalisation gekoppelt wurde und damit einem Echo in der natürlichen Verhaltenssituation entsprach. Erst bei dem Versuchsansatz mit der aktiven Beteiligung der Fledermaus konnte die volle Leistungsfähigkeit des Hörsystems bei der Referenzfrequenz gemessen werden.

4.1.4. ABHÄNGIGKEITEN DES FUVs VON DER FREQUENZ

VERGLEICH DES FUVs VON RHINOLOPHUS FERRUMEQUINUM MIT DEM FUV ANDERER SÄUGER

Ein Vergleich des FUVs von Rhinolophus mit den Meßdaten aus psychophysischer Untersuchungen an anderen Säugern könnte interessante Aspekte aufdecken, da bei den Hufeisennasen die Cochlea in ihrer Struktur und Funktion von der anderer Säuger abweicht. Der morphologische Aufbau der Basilarmembran und die Frequenzabbildung in der Cochlea lassen eine funktionelle Zweiteilung erkennen: Der basale Teil ist hochspezialisiert und an die Frequenzfeinanalyse der Ortungslautechos angepaßt (BRUNS, 1976a, b; BRUNS und SCHMIESZEK, 1980). Die Frequenzabbildung ist gespreizt. Der apikale Teil des Innenohres entspricht in seinem Aufbau weitgehend dem der Cochlea der anderen Säuger. Die Frequenzen werden hier nahezu logarithmisch abgebildet.

Ausgehend von der Annahme, daß jede Tonhöhenstufe Δf einem gleichen Abstand auf der Basilarmembran entspricht, ergibt sich bei einer logarithmischen Frequenzverteilung ein konstantes Verhältnis von Δf zur Grundfrequenz. In einer doppeltlogarithmischen Autragung stellt sich dieses Verhältnis als Gerade dar.

In Abb. 20 entspricht die durchgezogene Gerade einem Verhältnis von $\Delta f/f=0.1\%$. Weiterhin sind in der Abbildung die absoluten Δf-Werte von Rhinolophus und von einigen anderen Säugern in Abhängigkeit von der Grundfrequenz dargestellt.

Ein konstantes Verhältnis von $\Delta f/f$ zeigt sich bei Rhinolophus nur für die Grundfrequenzen 20-30 kHz und 50-70 kHz. Zwischen 30 und 50 kHz verändern sich die Δf-Werte kaum. Von 70-86 kHz ergibt sich ein stark abweichender Verlauf der Schwellenkurve mit zwei Maxima zu beiden Seiten eines absoluten Minimums.

Kriterium für die Auswahl der Kurven der anderen Säuger waren die Reizparameter, mit denen das FUV gemessen wurde. Es wurden nur die Messungen ausgewählt, die mit gepulsten Sinustönen durchgeführt wurden. Eine Ausnahme macht die Kurve für den Delphin. Hier wurde das FUV mit frequenzmodulierten Tönen bestimmt. In Tabelle 2 sind nähere Angaben zu Dressurmethode und Reizparametern sowie die Autoren aufgeführt.

Bei niedrigen Grundfrequenzen verändern sich die Δf-Werte mit zunehmender Grundfrequenz bei den meisten Arten nur wenig (Ausnahme: Maus und Seehund). Bei höheren Grundfrequenzen jedoch verändern sich die Δf-Werte mit zunehmender Grundfrequenz, und es gilt weitgehend die

Weber-Gleichung ($\Delta f/f$=konstant). Eine Ausnahme machen der Mensch, Chinchilla und Katze, für die dieses konstante Verhältnis nur für mittlere, aber nicht mehr für höhere Grundfrequenzen gilt.

Bei einigen Säugern zeigen sich darüber hinaus Abweichungen vom linearen Verlauf der Kurve für das FUV bei bestimmten Grundfrequenzen. Beim Delphin verbessern sich die Δf-Werte bei den Grundfrequenzen 50 und 100 kHz, beim Affen bei 500 Hz und beim Meerschweinchen bei 500 Hz und 8 kHz. Beim Galago bleibt Δf für die Grundfrequenzen von 4-8 kHz konstant.

Trotz annähernd gleicher Steigung der Kurven variieren die Δf-Werte bei einer bestimmten Grundfrequenz zwischen den Arten erheblich (ca. Faktor 10). Dies bedeutet, daß bei den verschiedenen Säugerarten unterschiedlich gute Unterscheidungsleistungen gemessen wurden. In Tabelle 2 sind die Dressurmethoden aufgeführt, mit denen das FUV gemessen wurde. Es wird unterschieden zwischen

a) klassischer Konditionierung
b) instrumenteller Konditionierung (Vermeidung von Elektroschock durch Sprung)
c) instrumenteller Konditionierung (Futterbelohnung)
d) Wahldressur (2-AFC)

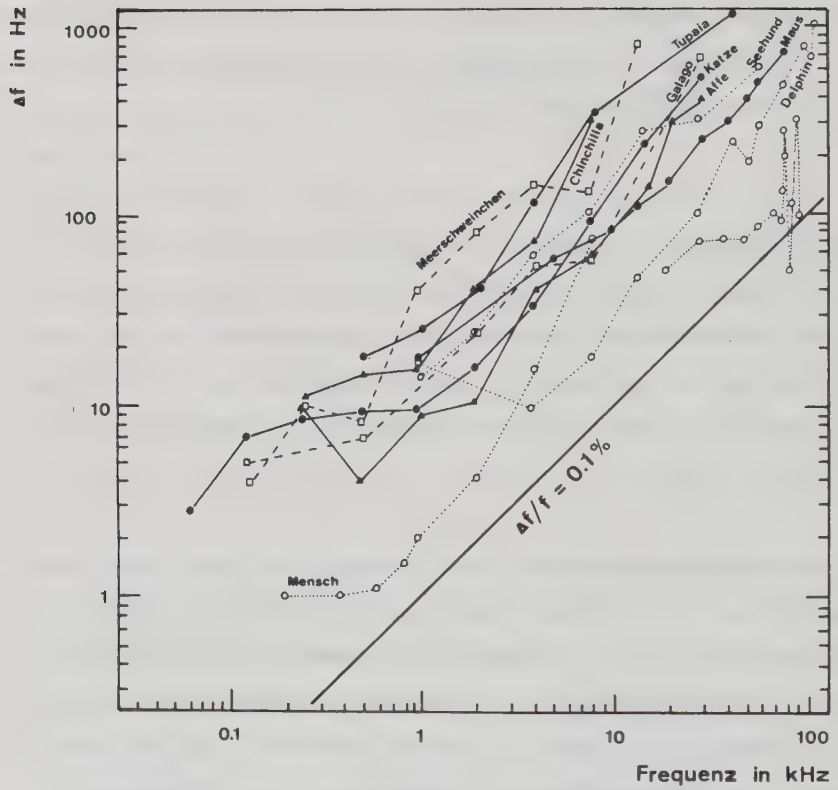


Abb.20 FUV einiger Säuger in Abhängigkeit von der Grundfrequenz.
o---o Klassisch konditioniert,
●——● instrumentell konditioniert,
o·····o 2-AFC.
Nähere Angaben siehe Tab.2 .

Art und Anzahl der Versuchstiere		Dressurmethode	SL dB	Autoren	
Galago (Galago senegalensis)	2	Klass. Konditionierung	-	HEFFNER RAVIZZA MASTERTON	1969a
Meerschweinchen (Cavia procellus)	2	Klass. Konditionierung	30	HEFFNER HEFFNER MASTERTON	1971
Chinchilla (Chinchilla spec.)	5	Instr. Konditionierung (Vermeidungskond.)	54-73	NELSON KIESTER	1978
Spitzhörnchen (Tupaia glis)	4	Instr. Konditionierung (Vermeidungskond.)	30-40	HEFFNER RAVIZZA MASTERTON	1969b
Katze (Felis catus)	8	Instr. Konditionierung (Vermeidungskond.)	38-42	ELLIOTT STEIN HARRISON	1960
Affe (Macaca mulatta)	2	Instr. Konditionierung (Futterkond.)	40+60	STEBBINS	1970
Maus (Mus musculus)	9	Instr. Konditionierung (Futterkond.)	60	EHRET	1975
Seehund (Phoca vitulina)	1	2-alt.-forced-choice choice	30-70	MØHL	1967
Delphin (Tursiops truncatus)	1	2-alt.-forced-choice	40-100	THOMPSON HERMAN	1975
Mensch	4	2-alt.-forced-choice	80	WIER JESTEADT GREEN	1977
Hufeisennase (Rhinolophus f.)	6	2-alt.-forced-choice	50-80		

Tab.2 Erläuterungen zu den Kurven der Abb.20.

Ein Vergleich der Unterscheidungsleistungen unter Berücksichtung der Dressurmethoden ergibt folgende Tendenz: Mensch, Delphin und Fledermaus haben das beste FUV. Hier wurde eine Wahldressur angewandt. Maus und Affe (Vermeidungskonditionierung) sowie Tupaia, Katze und Chinchilla (Futterkonditionierung) zeigen mittelmäßige Unterscheidungsleistungen. Die schlechteste Unterscheidungsleistung hat das Meerschweinchen, das klassisch konditioniert wurde.

Klare Trennungslinien zwischen den den Methoden zugeordneten Leistungen lassen sich zwar nicht ziehen (Seehund mit Wahldressur und Galago klassisch konditioniert z.B. machen Ausnahmen), eine Tendenz läßt sich aber erkennen: Wahldressierte Arten scheinen ein besseres FUV zu zeigen als konditionierte.

Es ist bekannt, daß man mit unterschiedlichen Dressurmethoden unterschiedlich gute Leistungen messen kann. Beim Menschen wurden Vergleichsmessungen durchgeführt, um die Abhängigkeit des FUVs von der Meßmethode zu quantifizieren. Immerhin differieren aufgrund unterschiedlicher psychophysischer Methoden die Werte für das FUV bis zum Faktor 4 (ROSENBLITH und STEVENS, 1953; JESTEADT und BILGER, 1974; JESTEADT und SIMS, 1975; WIER, JESTEADT und GREEN, 1976; FASTL, 1978). Diese Unterschiede

resultieren nicht aus den z.T. erheblichen individuellen Schwankungen, da diese durch geübte Versuchspersonen verringert werden können (MOORE, 1976).

Über den Einfluß der Dressurmethode auf das FUV in Tierexperimenten liegen keine Daten vor. Man kann aber davon ausgehen, daß sich auch bei Tieren beim gleichen Individuum die Leistungen in Anhängigkeit von unterschiedlichen Methoden ändern. Dies zeigt z.B. die Hörschwellenkurve von Ratten, die um ca. 10dB differiert, je nachdem ob sie mit einer Bestrafungs- oder Belohnungsdressur gemessen wurde (KELLY und MASTERTON, 1977; FRANCIS, 1979).

Es ist daher problematisch, aufgrund der bisher vorliegenden Daten quantitative Aussagen über Unterschiede in den Unterscheidungsleistungen zwischen den Arten zu machen.

Eine vergleichende Untersuchung zischen den Arten wurde von LONG (in press) durchgeführt. Unter gleichen experimentellen Bedingungen mit einer positiven Verstärkungsdressur wurde die Schwelle für das Erkennen von Frequenzmodulationen beim Chinchilla und beim Menschen gemessen. Die Schwellenwerte des Chinchilla waren um mehr als den Faktor 10 schlechter als die des Menschen.

Allerdings muß man hier berücksichtigen, daß wahrscheinlich eine bestimmte Methode nicht nur die Leistungsfähigkeit eines Individuums, die man messen möchte, sondern auch die Fähigkeit zur Instruktionsaufnahme und -beantwortung wiederspiegelt. Erst ein durch Vergleichsmessungen mit unterschiedlichen Methoden am gleichen Individuum ermittelter Faktor würde Auskunft geben über die Vergleichbarkeit der Unterscheidungsleistung für das FUV.

4.2. VERGLEICH DER FREQUENZUNTERSCHIEDSSCHWELLE MIT DER RUHEHÖRSCHWELLE

In Abb.21 ist die Hörschwellenkurve von Rhinolophus dargestellt (LONG und SCHNITZLER, 1975). Ein Vergleich des FUVs mit der Hörschwellenkurve soll zeigen, ob es Frequenzbereiche gibt, in denen der Hörschwellenverlauf mit dem Verlauf der Schwellen für die Unterscheidungsleistung für Frequenzen übereinstimmt.

Die Hörschwellenkurve von Rhinolophus weist zwei Bereiche hoher Schwelle auf: Bei ca. 40-50 und 80 kHz muß ein Ton 20-30 dB SPL laut sein, um gerade noch gehört zu

werden. In den dazwischen liegenden Frequenzbereiche nimmt die Schwelle bis auf ca. 0 dB SPL ab. Am Beginn und Ende des Hörbereichs unter 15 kHz und über 85 kHz (in der Abbildung nicht dargestellt) steigt die Schwelle rasch an.

Eine Übereinstimmung mit dem Verlauf der Schwelle für das FUV gibt es nur bei der Referenzfrequenz bei ca. 83 kHz, wo beide Kurven ein Minimum haben. Während sich zu tieferen Frequenzen hin das Maximum in der Ruhehörschwelle ca. 2000 Hz unterhalb der f_R anschließt, liegt das Maximum in der Kurve für das FUV nur ca. 600-1000 Hz unterhalb f_R. Zu höheren Frequenzen hin steigt die Hörschwelle bis ca. 90 kHz an, während die Schwelle für das FUV ca. 1000 Hz oberhalb f_R das 2. Maximum erreicht und bis 86 kHz wieder abfällt. Für den Frequenzbereich unter 80 kHz finden sich keine Übereinstimmungen.

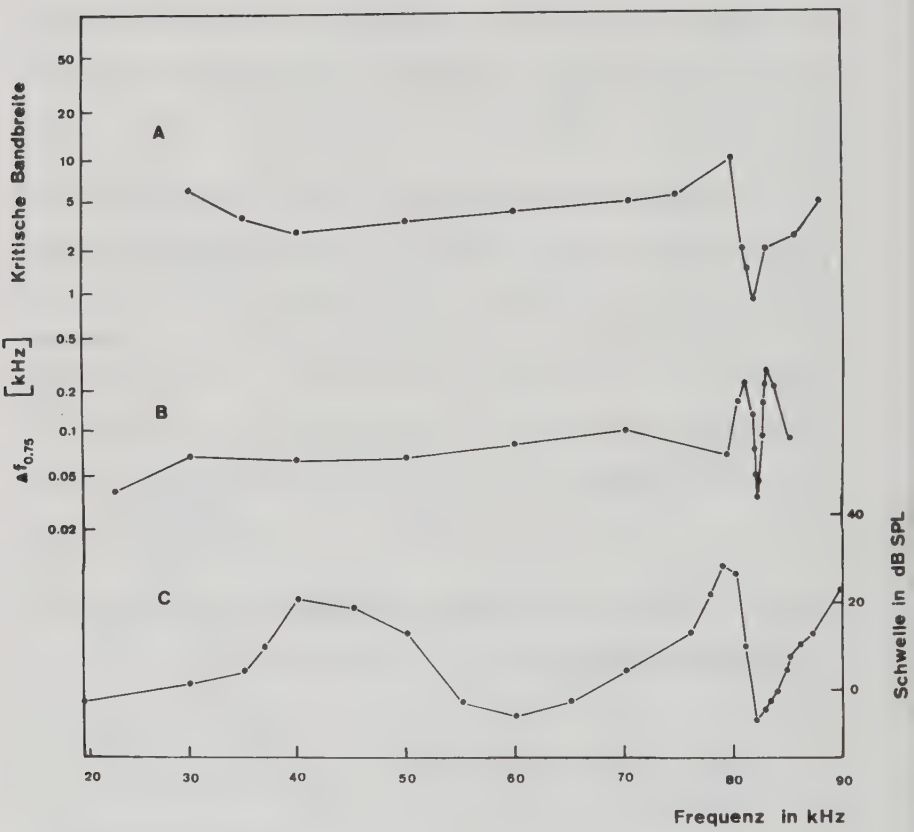


Abb.21 Vergleich zwischen
A.: Kritischer Bandbreite (nach LONG, 1980),
B.: FUV (RF3),
C.: Ruhehörschwelle (nach LONG und SCHNITZLER, 1975)
dargestellt in Abhängigkeit von der Frequenz.

4.3. VERGLEICH DES FUVs MIT DER KRITISCHEN BANDBREITE

Psychophysische Messungen am Menschen und anderen Säugern zeigen, daß eine definierte Bandbreite im auditorischen System vorhanden ist, mit der komplexe Signale aufgelöst werden: die Kritische Bandbreite (syn.: Frequenzgruppe, Critical band). Je kleiner die Kritische Bandbreite ist, desto niedriger ist die Mithörschwelle eines Tones im Rauschen, d.h. desto besser können Signale im Rauschen entdeckt werden, da Komponenten außerhalb dieses Bandes getrennt verarbeitet werden.

Diese Bandbreite wurde bei einigen Säugern direkt in Hz gemessen (Übersicht in SCHARF, 1970). Sie ist bei niedrigen Grundfrequenzen unabhängig von der Frequenz. Bei höheren Frequenzen wird die Kritische Bandbreite bei den bisher untersuchten Säugern mit steigender Frequenz breiter. Ein Vergleich der Kritischen Bandbreite mit der Größe der Δf-Werte für das FUV ergab ein weitgehend konstantes Verhältnis. Beim Menschen z.B. ist die Kritische Bandbreite ca. 25 mal größer als eine Tonhöhenstufe Δf (ZWICKER, 1982).

In Abb. 21 sind die Kritischen Bandbreiten von Rhinolophus (LONG, 1980) zusammen mit dem FUV aufgetragen.

Die Kritische Bandbreite wird von 30 bis 40 kHz kleiner. Zwischen 40 und 75 kHz nimmt sie mit zunehmender Frequenz zu und folgt hier weitgehend dem Schema der anderen untersuchten Säuger. Im Frequenzband zwischen 80 und 88 kHz jedoch zeigen die Kritischen Bandbreiten eine ähnliche Frequenzabhängigkeit wie die Ruhehörsschwelle.

Ein konstantes Verhältnis zwischen Kritischer Bandbreite und Tonhöhenstufe Δf, wie es bei anderen Säugern gefunden wurde, gilt bei Rhinolophus nur teilweise. Zwischen 40 und 70 kHz Grundfrequenz ist die Kritische Bandbreite 40mal größer als Δf. Für alle anderen Grundfrequenzen läßt sich kein konstanter Quotient errechnen. Für die Grundfrequenzen zwischen 80 und 86 kHz z.B. ändert sich das Verhältnis zwischen Δf und Kritischer Bandbreite zwischen 4 bis 90. Wenn hier die Kurven auch nicht mehr parallel verlaufen, stimmen die Minima bei der Referenzfrequenz allerdings überein.

4.5. VERGLEICH DES FUVs MIT DER FREQUENZREPRÄSENTATION AUF DER BASILARMEMBRAN

Im Innenohr findet bei der Spektrumsanalyse eine Frequenz-Orts-Transformation statt. In Abhängigkeit von den mechanischen Eigenschaften der Basilarmembran werden Frequenzen tonotop abgebildet. Damit liegt der Tonhöhenempfindung eine frequenzspezifische Ortsabbildung auf der Basilarmembran zugrunde. Bei der Diskriminierung von zwei zeitlich aufeinander folgenden Tönen unterschiedlicher Frequenz müssen zwei verschiedene Positionen auf der Basilarmembran unterschieden werden können.

Sind die Orte der Frequenzabbildung auf der Basilarmembran sowie der kleinste noch zu diskriminierende Frequenzunterschied Δf bekannt, läßt sich der Abstand dieser zwei Orte, die gerade noch unterschieden werden können, errechnen.

Beim Menschen wurde eine proportionale Abhängigkeit von Δf zur Grundfrequenz gemessen (WIER, JESTEADT und GREEN, 1977). Bei einer logarithmischen Frequenzverteilung entspricht jeder Tonhöhenstufe Δf die gleiche Strecke ΔS auf der Basilarmembran (ZWICKER, 1982).

Bei Rhinolophus ferrumequinum wurde keine einheitliche Abhängigkeit von Δf zur Grundfrequenz gefunden. Während die Frequenzen unter 80 kHz in der Cochlea nahezu logarithmisch abgebildet werden, ändert sich die Frequenzabbildung bei Frequenzen über 80 kHz stark. Es wurde vor allem im Frequenzbereich von 83-84 kHz eine sehr starke Frequenzspreizung gefunden (BRUNS, 1976b; SCHNITZLER und OSTWALD, 1983).

In Tabelle 3 werden die Cochleadaten von BRUNS (1976b) mit den gemessenen Δf-Werten verglichen und für verschiedene Grundfrequenzen die Strecken ΔS für die Diskriminierung einer Tonhöhenstufe errechnet.

Um diesen Vergleich durchzuführen, mußte eine einheitliche Berechnungsart gefunden werden. Im unteren Frequenzbereich von Rhinolophus ferrumequinum (20-80 kHz) ändert sich das Verhältnis von Frequenz und Strecke auf der Basilarmembran annähernd logarithmisch. Im oberen Frequenzbereich (ca. 80-86 kHz) ändert sich dieses Verhältnis aufgrund der Spreizung der Frequenzabbildung sehr stark und wird annähernd linear. D.h., der Streckenmaßstab für die Frequenzabbildung ist in dem Teil gestreckt, in dem bei einer logarithmischen Kurve die starke Steigung beginnt. Somit gleicht die Streckung des Maßstabes die Steigung der Kurve annähernd aus. Deshalb wurde die Berechnung für ΔS einheitlich logarithmisch durchgeführt.

Bei dieser Berechnung wurden die Meßwerte von BRUNS als Grundlage genommen. Die Strecken auf der Basilarmembran in mm zwischen zwei gemessenen Frequenzabbildungsorten (Spalte 2) wurden dabei jeweils logarithmisch aufgeteilt. Innerhalb dieser Strecken wurde dann die Teilstrecke für das gemessene Δf bei der entsprechenden Grundfrequenz errechnet (Spalte 6). Die Berechnung erfolgte nach der Formel:

$$\Delta \text{mm} = A \times \log \frac{f_1}{f_2}$$

Dabei ist: f_1 = untere Frequenz gemäß BRUNS
f_2 = nächst höhere Frequenz gemäß BRUNS } Spalte 1

Δmm = gemessene Strecke gemäß BRUNS (Spalte 2)

A = ein Faktor, der für jeden der von BRUNS gemessenen Basilarmembranabschnitte die Relation zwischen Frequenz und gemessener Strecke bestimmt. A muß für jeden Basilarmembranabschnitt neu ermittelt werden (Spalte 3).

Bei der Berechnung von ΔS ist:

f_1 = die Grundfrequenz (Spalte 4)

f_2 = Grundfrequenz + Δf (Werte der Spalten 4+5)

A = der zuvor für diesen Abschnitt ermittelte Faktor.

Das Ergebnis Δmm bezeichnet in diesem Rechenschritt die Abbildungsstrecke ΔS (Spalte 6).

1	2	3	4	5	6
Frequenz Hz	Strecke BM mm	Faktor A	Grund-frequenz Hz	Δf Hz	$\Delta S \times 10^{-3}$ mm
20 750			23 000	45	9.0
	3.21	10.66	30 000	70	10.7
41 500			40 000	70	4.6
	1.4	6.16	50 000	65	3.5
			60 000	90	4.0
70 000			70 000	100	5.9
	0.55	9.48			
80 000			80 000	65	3.3
			81 000	207	34
			81 200	210	34
	0.41	30.68	81 600	260	42
			82 000	257	42
			82 200	250	40
			82 400	273	44
82 500					
	0.48	182.91	82 600	198	192
			82 800	138	132
83 000			83 000	71	217
	0.61	583.8			
83 200			83 200	47	144
	0.59	377.5	83 300	57	112
			83 400	132	259
83 500					
	0.8	308	83 600	199	320
			83 800	245	390
84 000			84 000	293	466
	1.16	113.5	84 200	280	164
			84 400	263	153
86 000			86 000	90	52

Tab. 3 Vergleich der Cochleadaten von BRUNS (1976b) mit den gemessenen Δf-Werten (Mittelwerte von RF 1-4). Die Ruhefrequenz f_R wurde bei 83 kHz angenommen.

Da die Δf-Messungen in dieser Arbeit sehr viel dichter erfolgten, als die von BRUNS vorliegenden Meßwerte, sind einer Basilarmembranstrecke jeweils mehrere Δf- und ΔS-Werte zugeordnet.

Die in Tabelle 3 zusammengestellten Werte zeigen, daß dem kleinsten noch zu diskriminierenden Frequenzunterschied Δf bei unterschiedlichen Grundfrequenzen unterschiedliche Strecken auf der Basilarmembran entsprechen.

Während für Grundfrequenzen unter 80 kHz ein ΔS zwischen ca. 10 und 3.5 µm errechnet wurde, ist das maximale ΔS bei 84 kHz mit ca. 470 µm um ca. 50fach größer.

Ein systematischer Zusammenhang zwischen den errechneten Strecken (ΔS) und der Frequenzabbildung auf der Basilarmembran wurde nicht gefunden.

Abbildungsstrecke ΔS und Rezeptordichte

Es wird angenommen, daß die inneren Haarsinneszellen für die Diskriminierung von Frequenzen verantwortlich sind (SPOENDLIN, 1970). Die Haarzelldichte in der Cochlea schwankt bei Rhinolophus von der Basis bis zum Apex nur geringfügig und beträgt zwischen 150 und 200 Rezeptoren/mm. Der Abstand der inneren Haarsinneszellen beträgt ca. 5 µm (BRUNS und SCHMIESZEK, 1980).

Demnach würden für den Frequenzbereich zwischen 20 und 30 kHz bei einem ΔS von ca.10 μm 2-3 aufeinanderfolgende Rezeptoren einer Tonhöhenstufen entsprechen. Im Frequenzbereich von 40-80 kHz würde nur eine Haarsinneszelle, teilweise sogar weniger, betroffen sein.

Zum Vergleich liegen beim Menschen die inneren Haarsinneszellen 8 μm auseinander. Im Bereich besten FUVs entsprechen einer Tonhöhenstufe Δf bei einem ΔS von 20 μm etwa 2.5 Haarsinneszellen.

Im hochspezialisierten Frequenzbereich zwischen 80 und 86 kHz liegen aufgrund der gespreizten Frequenzabbildung sehr viel mehr Rezeptoren innerhalb einer Tonhöhenstufe.

4.6. VERGLEICH DES FUVs MIT DER BANDBREITE EINZELNER NEURONE

Für das schmale Frequenzband von 80-85 kHz stehen aufgrund der starken Spreizung der Frequenzabbildung auf der Basilarmembran 25% aller Rezeptoren zur Verfügung (BRUNS und SCHMIESZEK, 1980). Abb. 22 zeigt die Dichte der Neurone des Spiralganglions, dargestellt als Anzahl Neurone/Oktave in Abhängigkeit von der Frequenz (nach BRUNS und SCHMIESZEK, 1980). Die Überrepräsentation der Frequenzen von 80-85 kHz

gegenüber dem Frequenzbereich unter 70 kHz durch überproportional viele Neurone ist deutlich und wird auf der gesamten aufsteigenden Hörbahn aufrecht erhalten (SCHULLER und POLLAK, 1979; OSTWALD, 1980). Geht man davon aus, daß auf der Basilarmembran bei Reizung mit Tönen gleichen Schalldruckpegels bei allen Frequenzen die gleiche Strecke ausgelenkt wird, sind bei einer starken Frequenzspreizung auf der Basilarmembran die nachgeschalteten Neurone mit Bestfreqeunzen in diesem Frequenzbereich sehr schmalbandig.

Wenn für die Filtereigenschaften eines Neurons seine Bandbreite entscheidend ist, dann ist der Q-10dB-Wert ein Maß für die Frequenzselektivität dieses Neurons. Der Q-10dB-Wert ist definiert als die Bestfrequenz des Neurons, dividiert durch die Breite der Tuning-Kurve 10 dB über der Minimalschwelle. Je schmalbandiger ein Neuron, desto größer ist sein Q-10dB-Wert und desto besser ist seine Frequenzselektivität.

Bei Neuronen mit Bestfrequenzen unter 70 kHz wurden auf allen Stationen der aufsteigenden Hörbahn Q-10dB-Werte zwischen 5 und 20 gefunden. Mit zunehmender Bestfrequenz zeigen die Q-10dB-Werte steigende Tendenz. Für Neurone mit höheren Bestfrequenzen wurden sehr viel größere Q-10dB-Werte gefunden (SUGA, NEUWEILER und MÖLLER, 1976; MÖLLER, NEUWEILER und ZÖLLER, 1978; OSTWALD, 1980). In Abb. 22 sind die Q-10dB-Werte der Cortexneurone von Rhinolophus

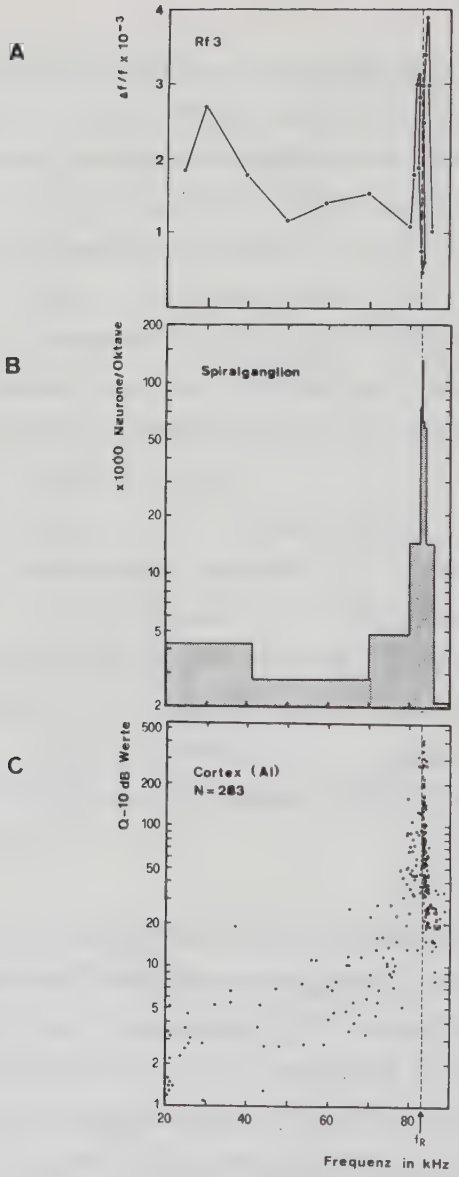


Abb.22 Vergleich des relativen FUVs von RF3 (A) mit der Neuronendichte des Spiralganglions in Abhängigkeit von der Frequenz (B, nach BRUNS und SCHMIESZEK, 1980) und den Q-10dB-Werten der Cortexneurone von Rhinolophus ferrumequinum in Abhängigkeit von ihrer Bestfrequenz (C, OSTWALD, 1980).

normiert auf eine Ruhefrequenz von 83 kHz dargestellt (OSTWALD, 1980). Zwischen 78 und 84 kHz wurden Werte weit über 20 gemessen, die höchsten Werte von über 400 liegen zwischen der Ruhefrequenz und 1 kHz darüber (SCHNITZLER und OSTWALD, 1983).

Für einen Vergleich der Q-10dB-Werte mit dem FUV ist in Abb. 22 zusätzlich die Kurve für das relative FUV ($\Delta f/f$) dargestellt. Im Frequenzbereich von 30-80 kHz verbessert sich das relative FUV. Hier nehmen auch die Q-10dB-Werte mit steigender Frequenz zu. Der Frequenzbereich besten FUVs bei der Referenzfrequenz fällt in das schmale Frequenzband, in dem die höchsten Q-10dB-Werte gefunden wurden. Bei der Grundfrequenz von 86 kHz, wo das FUV einen Wert erreicht, der dem FUV zwischen 20 und 80 kHz entspricht, sind die Q-10dB-Werte noch relativ hoch. Für die zwei Frequenzbereiche schlechten FUVs beidseitig der Referenzfrequenz allerdings findet sich keine Übereinstimmung mit den Q-10dB-Werten. Eine Erklärung dafür konnte ich nicht finden.

4.7. FUNKTIONELLE BEDEUTUNG DES FUVs

Bei der Grundfrequenz von 23 kHz beträgt das relative FUV bei Rhinolophus ferrumequinum 0.2% und verschlechtert sich bei 30 kHz auf 0.25% (Abb.17). Zwischen ca. 20 und 30 kHz liegen die Kommunikationslaute von Rhinolophus (LONG und SCHNITZLER, 1975).

Von 30-50 kHz verbessert sich das relative FUV und bleibt von 50-70 kHz annähernd gleich. Eine weitere Verbesserung des FUV fällt in den Frequenzbereich von 70-80 kHz. Hier liegt der fm-Endteil der Ortungslaute, der den Frequenzbereich von ca. 83-68 kHz überstreicht.

Bei ca. 82 kHz Grundfrequenz (f_R -1000 Hz) schließt sich ein Bereich schlechteren FUVs an (0.3%). In diesen Bereich können zum einen die konstant-frequenten Anteile der Frequenzen der eigenen ausgesandten Laute bei der Dopplereffektkompensation fallen. Eine Absenkung der Aussendefrequenz um 1000 Hz entspricht einer Relativgeschwindigkeit zwischen Fledermaus und Objekt von 2m/s. Die durchschnittliche Fluggeschwindigkeit von Hufeisennasen beträgt 4m/s. Auch eine hieraus resultierende Absenkung der Aussendefrequenz um 2000 Hz würde noch in den Bereich schlechteren FUVs fallen.

Zum anderen fallen in diesen Frequenzbereich die konstant-frequenten Lautanteile der Echos, die aufgrund von Dopplerverschiebung von sich entfernenden Objekten stammen. Die Frequenzverschiebungen dieser Echos werden nicht kompensiert (SCHULLER, BEUTER und RÜBSAMEN, 1977) und sind für die Fledermaus wahrscheinlich uninteressant. Das relativ schlechte FUV in diesem Frequenzbereich hat demenstsprechend wenig Einfluß auf die Auswertung der Echofrequenzen.

Das beste FUV (0.05%) liegt bei der Referenzfrequenz. Hier findet die Frequenzfeinanalyse der Echos statt und Rhinolophus ist hier in Lage, noch Frequenzunterschiede von 40-50 Hz zu erkennen.

Dieser Wert für das FUV stimmt mit anderen Laboruntersuchungen an Rhinolophus überein. SCHNITZLER (1968) und SCHULLER (1974) zeigten, daß die Hufeisennasen mit der Kompensation beginnen, wenn die Echofrequenz mehr als 50 Hz von der Referenzfrequenz abweicht. In einem Diskriminierungsexperiment konnten die Hufeisennasen geringe Frequenzmodulationen im Echo erkennen. Bei Modulationsfrequenzen um 40 Hz unterschieden die Hufeisennasen noch Modulationstiefen von 60 Hz (SCHNITZLER und FLIEGER, 1983).

Ein zweiter Bereich schlechteren FUVs (0.36%) liegt ca. 1000 Hz über der Referenzfrequenz. Die Spektren der frequenzmodulierten Echos können durchaus noch diesen Frequenzbereich betreffen.

TRAPPE (1982) konnte nachweisen, daß Rhinolophus im Labor die Frequenzen der Echos von stationären Zielen kompensiert, nicht jedoch von Echos, die von fliegenden Beuteinsekten stammen. Bei einem auf die Fledermaus z.B. mit 2m/s zufliegenden Insekt würde sich die Echoträgerfrequenz um 1 kHz über die Referenzfrequenz verschieben und aus dem Bereich guten FUVs herausfallen.

Diesen Echoträgerfrequenzen sind Frequenzmodulationen aufgelagert, die durch die Flügelschlagbewegungen von Beuteinsekten verursacht werden. Durch die bewegten Flügelpartien werden durch Dopplereffekte Frequenzmodulationen bis ca. 2 kHz beidseitig der Echoträgerfrequenz hervorgerufen. Diese Bandverbreiterungen der Echospektren treten im Rhythmus der Flügelschläge auf und enthalten damit Informationen über die Flügelschlagperiode. Außerdem kodiert die Verteilung der Frequenzkomponenten im Spektrum Informationen über die Insektenart und ihre Lage im Raum (SCHNITZLER, MENNE, KOBER und HEBLICH 1983).

Da die rhythmisch frequenzmodulierten Spektren der Echos sich auf ca. 2 kHz beidseitig der Echoträgerfreqeunz verbreitern, fallen genügend Frequenzkomponenten in den Frequenzbereich der Referenzfrequenz, wenn die Echoträgerfrequenz z.B. 1 kHz über der Referenzfrequenz liegt.

Damit können die Frequenzkomponenten, die der Großen Hufeisennase die Detektion und evtl. die Identifizierung von Insekten ermöglichen, in dem Frequenzbereich verarbeitet werden, in dem sie das beste FUV hat und aufgrund der hohen Spezialisierung des Hörsystems eine Freouenzfeinanalyse der Echofrequenzen durchführen kann.

5. Z U S A M M E N F A S S U N G

Mit einer 2-alternative-forced-choice Wahldressur wurde bei der Großen Hufeisennase, Rhinolophus ferrumequinum, das Frequenzunterscheidungsvermögen (FUV) für sukzessive Töne unterschiedlicher Frequenz in Abhängigkeit von der Grundfrequenz gemessen.

In der Lernphase wurden unterschiedliche Reizparameter erprobt, um eine Reizsituation zu finden, die nach vertretbarem Zeitaufwand zum Lernerfolg führt. Variiert wurde die Reizfrequenz (Frequenzbereich der Kommunikationslaute bzw. Ortungslaute) und die Wiederholrate (25 Hz bzw. 50 Hz). Außerdem wurde sowohl in der Lern- als auch in der Kannphase die Form der Reizpräsentation geändert. Im Frequenzbereich der Ortungslaute wurden die Reize entweder ungekoppelt, d.h. unabhängig von der Vokalisation, oder gekoppelt, d.h. getriggert durch die Lautaussendung der Fledermaus, angeboten.

In der Lernphase zeigen die Hufeisennasen die besten Lernerfolge, wenn die Reize im Frequenzbereich der Ortungslaute an die Vokalisation gekoppelt sind und von der Fledermaus als "Echo" interpretiert werden können.

Das FUV zeigt für die Grundfrequenzen von 20-80 kHz einen relativ gleichförmigen Verlauf. Für den Frequenzbereich von 80-86 kHz, für den das Hörsystem von Rhinolophus spezielle Verarbeitungsmechanismen entwickelt hat, ändert sich die Abhängigkeit der Schwellenwerte für das FUV von der Grundfrequenz: 1 kHz ober- und unterhalb der individuellen Ruhefrequenz (ca. 83 kHz) liegen zwei Frequenzbereiche schlechten FUVs, die fast symmetrisch ein Minimum umschließen. Bei ungekoppelter Reizpräsenation liegt dieses Minimum bei der Ruhefrequenz. Bei gekoppelter Reizpräsentation jedoch verbessert sich das FUV bei der Referenzfrequenz, die ca. 200 Hz über der Ruhefrequenz liegt. Die Werte erreichen ein absolutes Minimum. Hier können die Hufeisennasen noch einen Frequenzunterschied von 40-60 Hz (0.5%) diskriminieren.

Die Werte für das FUV werden im Vergleich mit dem FUV anderer Säuger diskutiert. Das FUV der Hufeisennasen zeigt eine deutlich andere Abhängigkeit von der Grundfrequenz als bei den anderen Säugern. Bei der Referenzfrequenz haben sie die beste Unterscheidungsleistung, die bisher bei Säugern gemessen wurde. In diesem Zusammenhang werden die Schwellenwerte für das FUV mit der Frequenzrepräsentation auf der Basilarmembran und der Bandbreite einzelner Neurone verglichen. Es wird auf die funktionelle Bedeutung des FUVs eingegangen.

6. A N H A N G

KONDITIONIERUNGSANLAGE FÜR FLEDERMÄUSE

Die vorstehend diskutierten Ergebnisse stammen aus dreijähriger Dressur- und Versuchsarbeit mit 6 Tieren. Die Untersuchungen zogen sich so lange hin, da bei Andressur wie auch Versuchsphase ein sehr großer Aufwand betrieben werden mußte:

a) Die Versuchstiere erkannten nicht immer die kritische Reizdimension, die der Experimentator testen wollte. Mehrere methodische Ansätze mußten erprobt werden, bis die Tiere den gewünschten Lernerfolg zeigten. Dabei waren die einzelnen Erprobungsabschnitte für jede neue Reizparameterkombination zeitaufwendig , da die Dressur insgesamt einen für die Versuchstiere wahrscheinlich schwierigen Lernprozeß beeinhaltete, der auch bei positivem Verlauf eine lange Zeitspanne beansprucht hätte.

b) Nach erfolgreicher Andressur wurden in der Versuchsphase Meßwerte gesammelt. Dabei sollten versuchsmethodische Ansätze erprobt und ausgewertet werden. Es hatte sich gezeigt, daß verschiedene Formen der Reizpräsentation unterschiedliche Resultate erzielten.

c) Es zeigte sich, daß eine Reduzierung des Meßvorgangs auf Werte im Schwellenbereich nicht möglich war (Method of Limits). Zur Aufrechterhaltung einer stabilen Dressur benötigten die Versuchstiere zwischenzeitlich immer wieder oberschwellige Reize, die sie mit einer klaren Entscheidung beantworten konnten. Diese Methode (Method of Constant Stimuli) ist zeitaufwendig.

d) Resultate bei diesen Versuchsreihen wurden nicht durch direkte Messung erzielt, sondern durch statistische Auswertung der Verhaltensreaktion der Tiere. Statistische Auswertungen benötigen für sichere Aussagen

1. eine möglichst große Zahl von Einzelmeßdaten
2. eine möglichst große Zahl von Veruchstieren.

Insgesamt bewirken alle diese Faktoren, daß der Arbeits- und Zeitaufwand bei Tierdressuren unverhältnismäßig groß ist. Um zukünftige Untersuchungen zu erleichtern, wurde in Zusammenarbeit mit D.MENNE eine Konditionierungsanlage entwickelt. In die Konstruktion dieser Skinnerbox für Fledermäuse ging die Erfahrung und Auswertung der mehrjährigen Verhaltensbeobachtung und Dressurarbeit ein.

Der Versuchsaufbau entspricht im wesentlichen dem im Methodenteil beschriebenen. Wesentlicher Unterschied: Die Belohnung erfolgt nicht durch den Experimentator, sondern automatisch.

Über der Hangelstange befindet sich eine drehbare Scheibe, an deren Rand axiale Bohrungen durch aufgesetzte Röhrchen verlängert sind. Die Scheibe wirkt so wie eine überdimensionale Revolvertrommel als Mehlwurmvorratsmagazin. Sie dreht sich auf einer gleichgroßen Scheibe aufliegend, in der nur an einer Stelle eine Bohrung angebracht ist, sodaß der Mehlwurm der gerade darüberstehenden Vorratskammer hindurchfallen kann. Ein vom Mikroprozessor gesteuertes Schrittschaltwerk dreht bei richtiger Reaktion der Fledermaus auf den Reiz die Scheibe um einen Schritt weiter, sodaß das nächste volle Röhrchen über der Öffnung zu stehen kommt.

Unter der Öffnung schließt sich ein Fallrohr an,welches in eine Rohrweiche mündet. Die Rohrweiche wird vom Mikroprozessor so gesteuert, daß der von oben herabfallende Mehlwurm in das richtige der beiden weiterführenden Rohre gelangt. Diese Rohre führen seitlich zu beiden Enden der Hangelstange und enden jeweils in einer speziell geformten Plastikschale. In dieser erhält die Fledermaus ihre Belohnung.

Bei Falschwahl bleibt die Belohnung aus, d.h. die Scheibe wird nicht gedreht. Der gesamte Programmablauf wird neu gestartet, wenn das Tier wieder in Stangenmitte hängt. Die Auswertung erfolgt über den Mikroprozessor.

Erprobt wurde die Anlage an 8 Tieren (3 Arten: 2 Rhinolophus ferrumequinum, 2 Rhinolophus rouxi , 4 Hipposideros speoris). Alle Tiere lernten die Bedienung der Anlage innerhalb ca. eines Monats, nachdem ihnen in einer Vordressur das Hangeln an der Stange beigebracht worden war.

7. L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

AIRAPETIANTS, E.SH., KONSTANTINOV, A.I. (1970): Echolokacija v prirod'e. Nauka, Leningrad (russ.).

BALLAST, L. BRUNS, V., ELTER, G. (1983): Vergleichende Morphologie des Innenohrs von Säugetieren aus den Ordnungen Insectivora, Scandentia, Chiroptera und Rodentia. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 267. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

BEKESY, G. von (1960): Experiments in Hearing. McGraw-Hill, New York.

BLOUGH, D., BLOUGH, D. (1977): Animal Psychophysics. In: W.K. Honig, J.E.R. Staddon (Eds.): Handbook of Operant Behavior, pp. 514-539. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New York.

BRUNS, V. (1976a): Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, Rhinolophus ferrumequinum. I. Mechanical specialization of the cochlea. J. Comp. Physiol. 106, 77-86.

BRUNS, V. (1976b): Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, Rhinolophus ferrumequinum. II. Frequency mapping in the cochlea. J. Comp. Physiol. 106, 87-97.

BRUNS, V. (1979): Functional anatomy as an approach to frequency analysis in the mammalian cochlea. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 72, 141-154. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

BRUNS, V., HOFER, W., WELTZIEN, P. (1983): Quantitative Feinstruktur-Analyse der Cochlea des Meerschweinchens. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 272. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

BRUNS, V., SCHMIESZEK, E. (1980): Cochlear innervation in the greater horseshoe bat: Demonstration of an acoustic fovea. Hear. Res. 3, 27-43.

CARTERETTE, E., FRIEDMAN, M., COSMIDES, R. (1965): Reaction-time distribution in the detection of weak signals in noise. J. Acoust. Soc. Am. 38, S31-S42.

EHRET, G. (1975): Frequency and intensity difference limen and nonlinearities in the ear of the housemouse (Mus musculus). J. Comp. Physiol. 102, 321-336.

ELLIOTT, D.W., STEIN, L., HARRISON, M.J. (1960): Determination of absolute intensity thresholds and frequency difference thresholds in cats. J. Acoust. Soc. Am. 32, 380-384.

EVANS, E.F. (1975): The cochlear nerve and cochlear nucleus. In: Keidel, W.D., Neff, W.D. (Eds.): Handbook of Sensory Physiology V/2, pp. 1-108. Springer Verlag, Berlin.

FASTL, H. (1978): Frequency discrimination for pulsed versus modulated tones. J. Acoust. Soc. Am. 63, 275-276.

FAY, R.R. (1974): Auditory frequency discrimination in vertebrates. J. Acoust. Soc. Am. 56(1), 206-209.

FIEDLER, J. (1983): Spezialisierungen der Fledermaus-Cochlea als Anpassung an die artspezifischen Ortungslaute. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 177. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

FIELDS, L. (1981): Early and late introduction of probes and stimulus control acquisition in fading. J. Exp. Anal. Behav. 26, 363-370.

FRANCIS, R.L. (1979): The preyer reflex audiogram of several rodents, and its relation to the "absolute" audiogram in the rat. J. Aud. Res. 19, 217-233.

HARRIS, J.D. (1952): Pitch discrimination. J. Acoust. Soc. Am. 24, 750-755.

HEFFNER, H.E., RAVIZZA, R.J., MASTERTON, B. (1969a): Hearing in primitive mammals: Bushbaby. J. Aud. Res. 9, 19-23.

HEFFNER, H.E., RAVIZZA, R.J., MASTERTON, B. (1969b): Hearing in primintive mammals: Tree shrew. J. Aud. Res. 9, 12-18.

HEFFNER, R., HEFFNER, H., MASTERTON, B. (1971): Behavioral measurements of absolute and frequency-difference thresholds in guinea pig. J. Acoust. Soc. Am. 49, 1888-1895.

HENNING, G.B. (1966): Frequency discrimination of random-amplitude tones. J. Acoust. Soc. Am. 39, 336-339.

HENNING, G.B. (1970): A comparison of the effect of signal duration on frequency and amplitude disrimination. In: R. Plomp,G.F. Smoorenburg (Eds.): Frequency analysis and periodicity detection in hearing, pp. 350-361, Sijthoff, Leiden.

JESTEADT, W., BILGER, R.C. (1974): Intensity and frequency discrimination in one- and two-interval paradigms. J. Acoust. Soc. Am. 55, 1266-1276.

JESTEADT, W., SIMS, S.L. (1975): Decision processes in frequency discrimination. J. Acoust. Soc. Am. 57, 1161-1168.

KELLY, J., MASTERTON, B. (1977): Auditory sensitivity of the albino rat. J. Comp. Physiol. Psychol. 91, 930-936.

KIANG, N.Y.-S., SACHS, M.B., PEAKE, W.T. (1967): Shapes of tuning curves for single auditory nerve fibers. J. Acoust. Soc. Am. 42, 1341-1342.

KOBER, R. (1982): Analyse der Ultraschallechos von einheimischen Insekten. Staatsexamens-Arbeit, Fakultät Biologie, Tübingen.

KRAUS, H.J. (1983): Cochlea-Morphologie von Fledermausarten mit CF-FM Ortungslauten. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 178. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

LIANG, CH., CHISTOVICH, L.A. (1961): Frequency difference limen as a function of tonal duration. Sov. Phys. Acoust.6, 75-80.

LIBERMAN, M.C. (1982): The cochlear frequency map for the cat: Labeling auditory-nerve fibers of known characteristic frequency. J. Acoust. Soc. Am. 72, 1441-1449.

LONG, G.R. (1980): Some psychophysical measurements of frequency processing in the greater horseshoe bat. In: G. van den Brink, F.A. Bilsen (Eds.): Psychophysical, physiological and behavioral studies in hearing, pp. 132-135, Delft Univ. Press, Delft.

LONG, G.R. (in press): Psychoacoustical measures of frequency processing in mammals.

LONG, G., SCHNITZLER, H.-U. (1975): Behavioral audiograms from the bat, Rhinolophus ferrumequinum. J. Comp. Physiol. 100, 211-219.

MACHMERTH, H., THEISS, D., SCHNITZLER, H.-U. (1975): Konstruktion eines Luftschallgebers mit konstantem Frequenzgang im Bereich von 15-130 kHz. Acustica 34, 81-85.

MÖLLER, J., NEUWEILER, G., ZÖLLER, H. (1978): Response characteristics of inferior colliculus neurons of the awake CF-FM bat, Rhinolophus ferrumequinum. J. Comp. Physiol. 125, 217-225.

MØHL, B. (1967): Frequency discrimination in the common seal and a discussion of the concept of upper hearing limit. In: V.M. Albers (Ed.): Underwater Acoustics Vol.II, pp. 43-54, Plenum Press, New York.

MOORE, B.C.J. (1976): Comparison of frequency DL's for pulsed tones and modulated tones. Br. J. Audiol. 10, 17-20.

NELSON, D.A., KIESTER, TH.E. (1978): Frequency discrimination in the chinchilla. J. Acoust. Soc. Am. 64, 114-126.

NEUWEILER, G (1980): Auditory processing of echoes: Peripheral processing. In: R.G. Busnel, J.F. Fish (Eds.): Animal Sonar Systems, pp.519-548, Plenum Press, New York.

NORDMARK, J.O. (1968): Mechanisms of frequency discrimination. J. Acoust. Soc. Am. 44, 1533-1340.

OSTWALD, J. (1978): Tonotopical organization of the auditory cortex in the CF-FM bat, Rhinolophus ferrumequinum. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1978, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

OSTWALD, J. (1980): The functional organization of the auditory cortex in the CF-FM bat, Rhinolophus ferrumequinum. In: R.G. Busnel, J.F. Fish (Eds.): Animal Sonar Systems, pp. 953-955. Plenum Press, New York.

ROSENBLITH, W.A., STEVENS, K.N. (1953): On the DL for frequency. J. Acoust. Soc. Am. 25, 980-985.

RUSSEL, I.J., SELLICK, P.M. (1977): Tuning properties of cochlear hair cells. Nature 267, 858-860.

RUSSEL, I.J., SELLICK, P.M. (1978): Intracellular studies of hair cells in the mammalian cochlea. J. Physiol. 284, 261-290.

SCHARF, B. (1970): Critical bands. In: J. Tobias (Ed.): Foundations of modern auditory theory, pp. 159-202, Academic Press, New York.

SCHNITZLER, H.-U. (1967): Kompensation von Dopplereffekten bei Hufeisen-Fledermäusen. Die Naturwissenschaften 19, 523.

SCHNITZLER, H.-U. (1968): Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisen Fledermäuse (Chiroptera - Rhinolophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen. Z. vergl. Physiol.57, 376-408.

SCHNITZLER, H.-U. (1973): Control of Doppler shift compensation in the greater horseshoe bat, Rhinolophus ferrumequinum. J. Comp. Physiol. 82, 79-92.

SCHNITZLER, H.-U. (1978): Die Detektion von Bewegungen durch Echoortung bei Fledermäusen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1978, 16-33. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

SCHNITZLER, H.-U., FLIEGER, E. (1983): Detection of oscillating target movements by echolocation in the Greater Horseshoe bat. J. Comp. Physiol. 135, 385-392.

SCHNITZLER, H.-U., HENSON, O.W. Jr. (1980): Performance of airborne animal sonar systems: I. Microchiroptera. In: R.G. Busnel, J.F. Fish (Eds.): Animal Sonar Systems, pp.109-181. Plenum Press, New York.

SCHNITZLER, H.-U., MENNE, D., KOBER, R., HEBLICH, K. (1983): The acoustical image of fluttering insects in echolocating bats. In: F. Huber, H. Markl (Eds.): Neuroethology and behavioral physiology, pp.235-250. Springer Verlag, Berlin.

SCHNITZLER, H.-U., OSTWALD, J. (1983): Adaptations for the detection of fluttering insects by echolocation in horseshoe bats. pp. 801-827. In: J.P. Ewert, R.R. Capranica, D.J. Ingle (Eds.): Advances in vertebrate neuroethology, Plenum Press, New York.

SCHUKNECHT, H.F. (1960): Neuroanatomical correlates of auditory sensitivity and pitch discrimination in the cat. In: G.L. Rasmussen, W.F. Windle (Eds.): Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems, pp.76-90. Thomas Springfield I.

SCHULLER, G. (1974): The role of overlap of echo with outgoing echolocation sound in the bat, Rhinolophus ferrumequinum. Naturwissenschaften 4, 171-172.

SCHULLER, G. (1977): Echo delay and overlap with emitted orientation sounds and Dopplershift compensation in the bat, Rhinolophus ferrumequinum. J. Comp. Physiol. 114, 103-114.

SCHULLER, G. (1979): Vocalization influences auditory processing in collicular neurons of the CF-FM bat, Rhinolophus ferrumequinum. J. Comp. Physiol. 132, 39-46.

SCHULLER, G., BEUTER, K., RÜBSAMEN, R. (1975): Dynamic properties of the compensation system for Dopplershifts in the bat, Rhinolophus ferrumequinum. J. Comp. Physiol. 97, 113-125.

SCHULLER, G., BEUTER, K., SCHNITZLER, H.-U. (1974): Response to frequency shifted artificial echoes in the bat Rhinolophus ferrumequinum. J. Comp. Physiol. 89, 275-286.

SCHULLER, G., POLLAK, G. (1979): Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of Doppler-compensating Greater Horseshoe bats: Evidence for an acoustic fovea. J. Comp. Physiol. 132, 47-54.

SCHUSTERMAN, R.J. (1980): Performance of animal sonar systems: Aquatic. 1. Behavioral methodology in echolocation by marine mammals. In: R.G. Busnel, J.F. Fish (Eds.): Animal sonar systems, pp. 11-43, Plenum Press, New York.

SEGAL, M., HARRISON, J.M. (1978): The control of responding by auditory stimuli: Interactions between different dimensions of the stimuli. J. Exp. Anal. Behav. 30, 97-106.

SELIGMAN, M.E.P. (1970): On the generality of the laws of learning. Psychol. Rev. 77, 406-418 (1970).

SHOWER, E.G., BIDDULPH, R. (1931): Differential pitch sensitivity of the ear. J. Acoust. Soc. Am. 3, 275-287.

SIMMONS, J.A. (1973): The resolution of target range by echolocating bats. J. Acoust. Soc. Am. 54, 157-173.

SIMMONS, J.A. (1974): Response of a Doppler echolocation system in the bat, Rhinolophus ferrumequinum. J. Acoust. Soc. Am. 56, 672-682.

SIMMONS, J.A. (1979): Perception of echo phase information in bat sonar. Sci. 204, 1336-1338.

STEBBINS, W.C. (1970): Principles of animal psychophysics. In: W.C. Stebbins (Ed.): Animal psychophysics: The designs and conduct of sensory experiments, pp.1-20, New York.

SUGA, N., NEUWEILER, G., MÖLLER, J. (1976): Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, Rhinolophus ferrumequinum. IV. Properties of peripheral auditory neurons. J. Comp. Physiol. 106, 111-125.

THOMPSON, R.K.R., HERMAN, L.M. (1975): Underwater frequency discrimination in the bottlenosed dolphin (1-140 kHz) and human (1-8 kHz). J. Acoust. Soc. Am. 57, 943-948.

TRAPPE, M. (1982): Verhalten und Echoortung der Großen Hufeisennase (Rhinolophus ferrumequinum) beim Insektenfang. Dissertation, Fakultät Biologie, Tübingen.

WIER, C.C., JESTEADT, W., GREEN, D.M. (1976): A comparison of method-of-adjustment and forced-choice procedures in frequency discrimination. Perception and Psychophysics 19, 75-79.

WIER, C.C., JESTEADT, W., GREEN, D.M. (1977): Frequency discrimination as a function of frequency and sensation level. J. Acoust. Soc. Am. 61, 178-184.

VATER, M. (1977): Einzelzellantworten auf tonale Reize variabler Länge in der ungestörten und gestörten Reizsituation im Nucleus cochlearis von Rhinolophus ferrumequinum. Dipl.-Arbeit, Fachbereich Biologie, Frankfurt.

ZWICKER, E. (1982): Psychoakustik. Springer Verlag, Berlin.

Die Untersuchungen wurden durch Sachmittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Az. Schn. 138/9-15) unterstützt.

Ich danke Herrn Prof. Schnitzler für die Betreuung der Arbeit und allen Mitgliedern der ehemaligen Arbeitsgruppe Neurobiologie am Fachbereich Biologie der Universität Marburg und der jetzigen Arbeitsgruppe Bioakustik der Fakultät für Biologie der Universität Tübingen für ihre allzeitige Diskussions- und Hilfsbereitschaft.

Lebens- und Bildungsgang

5.8.1953	Geboren in Aachen Vater : Werner Heilmann, Ingenieur Mutter: Else Heilmann, geb. Stock, Lehrerin
1960-1964	Besuch der Volksschule in Aachen
1964-1972	Besuch des Gymnasiums (Viktoriaschule) in Aachen
Mai 1972	Abitur an der Viktoriaschule
WS 1972/73 - SS 1973	Studium an der Universität Hamburg (Biologie/Diplom)
WS 1973/74 - SS 1974	Studium an der Universität Marburg/L. (Biologie/Diplom)
WS 1974/75 - WS 1978/79	Studium an der Universität Marburg/L. (Lehramt an Gymnasien: Biologie und Russisch)
Nov. 1978	1. Staatsexamen; Staatsexamensarbeit in Biologie mit dem Thema: "Bewegungsformen als lineare und zyklische Prozesse".
Jan. 1979 - März 1983	Tätigkeit als wissenschaftliche Hilfskraft
SS 1979	Beginn der Promotion unter Anleitung von Prof. Dr. H.-U. Schnitzler an der Univ. Marburg
SS 1981	Umzug der Arbeitsgruppe Prof. Schnitzler an die Universität Tübingen, Fortsetzung der Promotionsarbeit
März 1972	Forschungsaufenthalt in Sri Lanka: Freilanduntersuchungen an tropischen Fledermäusen
WS 1983/84	Abschluß der Promotionsarbeit

Meine akademischen Lehrer waren:

Bertsch, Buchholtz, Domes, Fischer, Freidhof, Freudenstein, Froese, Geyer, v. Hagen, Harder, Henßen, Kirchner, Klafki, Kroneberg, Koch, Koecke, Lehmann, Lenski, Nultsch, Pfeil, Remane, Schnitzler, Seitz, Senger, Wehrmeyer, Werner.